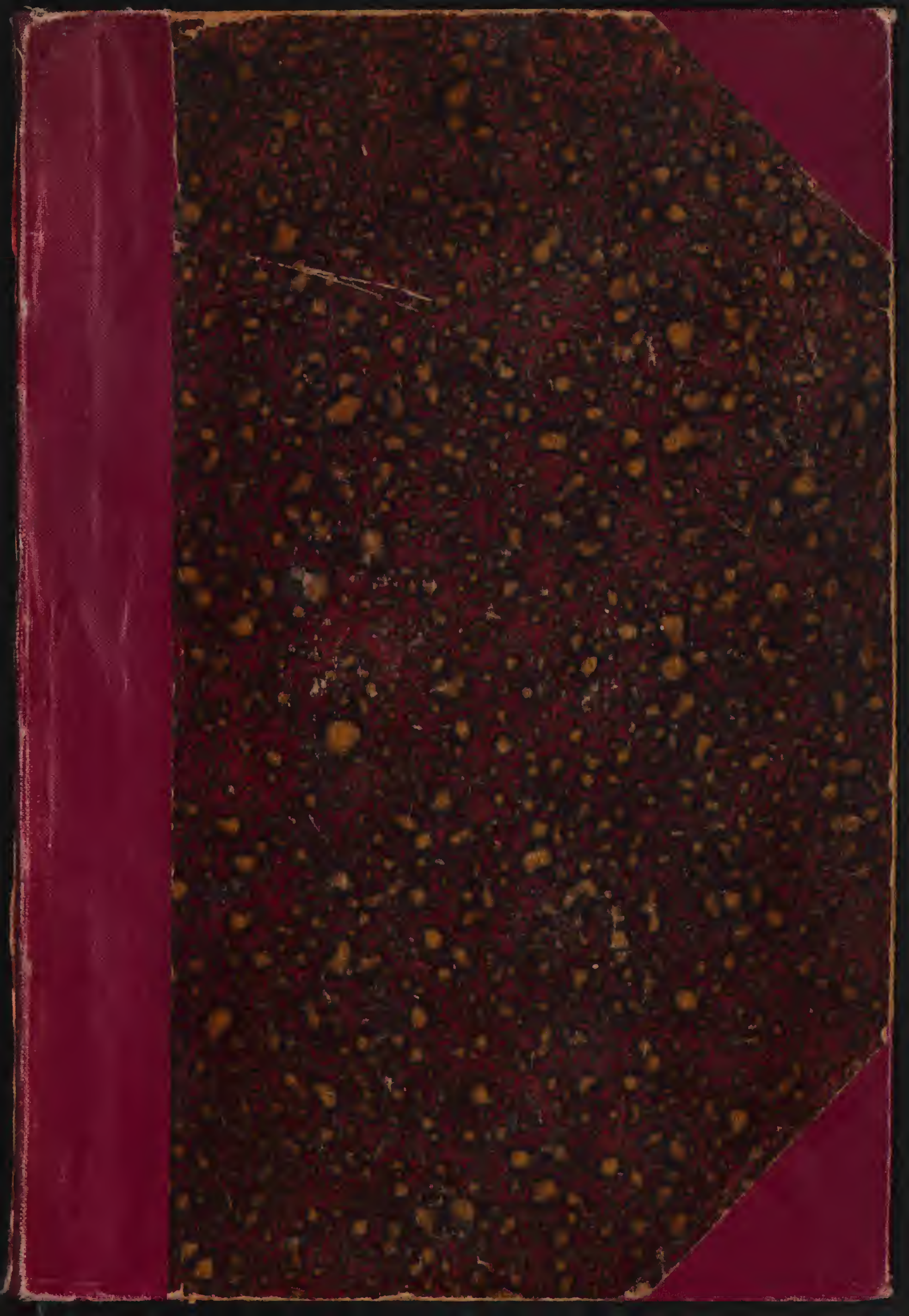



EX LIBRIS
P.N. VAN KAMPEN


DRUKKERIJ, BINDERIJ
F. B. SMITS
BATAVIA-NOORDWIJK
KUNSTHANDEL, ENCADREM

Botanische Mittheilungen aus den Tropen

herausgegeben

von

Dr. A. F. W. Schimper,
a. o. Professor der Botanik an der Universität Bonn.

Heft 3.

Die indo-malayische Strandflora

von

A. F. W. Schimper.

Mit 7 Textfiguren, einer Karte und 7 Tafeln.

Jena,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1891.

Die

indo-malayische Strandflora.

Von

A. F. W. Schimper.

Mit 7 Textfiguren, einer Karte und 7 Tafeln.

Jena,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1891.

Herrn Dr. M. Treub,

Direktor des Botanischen Gartens zu Buitenzorg,

in Freundschaft und Verehrung

der Verfasser.

Inhaltsübersicht.

Uebersicht der benutzten Litteratur.

Einleitung.

I. Die Structur der Strandgewächse in ihrem Zusammenhange mit dem Salzgehalte des Substrats.

II. Die indo-malayischen Strandformationen.

1. Die Mangrove.

V. Zur Entwickelungsgeschichte der indo-malayischen Strandflora.

Erklärung der Tafeln 202.

Uebersicht der benutzten Litteratur.

Areschoug, F. W. C. Der Einfluss des Klimas auf die Organisation der Pflanzen. Engler's Jahrb. Bd. 2, 1881.

Baillon, H. Histoire des Plantes. Tome VI. Paris 1877.

Baker, J. G. Flora of Mauritius and the Seychelles. London 1877.

Baron, R. The Flora of Madagascar. Journ. Linn. Soc., Bot., Vol. XXV.

Battandier. Quelques mots sur les causes de la localisation des espèces d'une région. Bullet. de la Soc. Bot. de France. Tome XXXIV. 1887.

Bentham, G. Flora Hongkongensis with Supplement. London 1861—72.

— Flora Australiensis. London 1863—78.

Boissier, G. Flora Orientalis. Basel 1867—84.

Brandis, D. Forest Flora of North-West and Central India. Calcutta 1876.

Brick, C. Beiträge zur Biologie und vergleichenden Anatomie der baltischen Strandgewächse. Schriften der Naturf. Ges. zu Danzig. Neue Folge, Bd. 7.

Buchenau, Fr. I. Flora der ostfriesischen Inseln. Norden und Norderney 1881.

— II. Die Verbreitung der Juncaceen über die Erde. Engler's Jahrb. Bd. I.

— III. Ueber die Vegetationsverhältnisse des Helms (Psamma arenaria) und der verwandten Dünengräser. Abh. des naturf. Ver. zu Bremen 1888.

Candolle, C. de. Meliaceae in Monogr. Phanerogamarum Prodromi nunc continuatio etc. Vol. I. Paris 1878.

Chapman. Flora of the Southern United States. 2nd edit. New-York 1883.

Contejean. Géographie botanique. Influence du terrain sur la végétation. Paris 1881.

Cordes, J. W. H. Een blik op het plantenleven langs Java's strand. Tijdschrift Organ der Maatschappij. Januari 1890.
Detmer, W. Pflanzenbiologische Untersuchungen über Fermentbildung und fermentative Processe. Jena 1884.
— Untersuchungen über Salzsäurebildung in der Pflanze. Botan. Zeit. 1884.
Dombois, E. Einfluss der geringeren oder grösseren Feuchtigkeit der Standorte der Pflanzen auf deren Behaarung. Inaug.-Diss. Saarbrücken 1887 (Ref. Botan. Centralbl. 1889 Nr. 32).
Drude, O. Atlas der Pflanzenverbreitung. Berghaus' Physikal. Atl. V. Gotha 1887.
— Palmae, in natürl. Pflanzenfamilien. II. Thl. 3. Abth. 1889.
Endlicher, St. Bemerkungen über die Flora der Südsee-Inseln. Wien 1835.
Engler, A. I. Uebersicht über die botanischen Ergebnisse der Expedition. S.-A. aus Forschungsreise der Gazelle. 1890.
— II. Die auf der Expedition S. M. S. „Gazelle" von Dr. Naumann gesammelten Siphonogamen. Jahrb. für Systematik etc. Bd. 7. 1886.
— III. Araceae, in Suites au Prodromus. Vol. II.
— IV. Rhizophoraceae, in Flora Brasiliensis. Bd. XII, Thl. II.
— V. Balanophoraceae, in natürl. Pflanzenfamilien. III. Thl. 1. Abtheil.
Forbes and Hemsley. An Enumeration of all the plants known from China proper, Formosa, Hainan, Corea, the Luchu Archipelago and the Island of Hongkong etc. Journal Linnean Society Bot. Vol. XXIII u. XXVII (noch unvollendet).
Franchet et Savatier. Enumeratio plantarum in Japonia sponte crescentium. Paris 1875—79.
Gamble, J. S. A manual of indian timbers. Calcutta 1881.
Goebel, K. I. Pflanzenbiologische Schilderungen. Erster Theil. Marburg 1889.
— II. Ueber die Luftwurzeln von Sonneratia. Ber. deutsch. botan. Gesellsch. Bd. IV.
— III. Ueber die Rhizophorenvegetation. Sitzungsber. der naturf. Ges. zu Rostock 1886.
Gray, A. Manual of Botany of the Northern-United States.
Grenier et Godron. Flore de France. Paris 1848—55.
Griffith. Icones plantarum asiaticarum. Calcutta 1847—54.
Grisebach, A. I. Flora of the british West-Indian Islands. London 1864.
— II. Geographische Verbreitung der Pflanzen Westindiens. 1863.
Guppy, H. B. The dispersal of plants as illustrated by the Flora of the Keeling or Cocos Islands. Transactions of the Victoria Institute. 1890.
Hackel, E. I. Die auf der Expedition der Gazelle von Dr. Naumann gesammelten Gramineen. Engler's Jahrb. Bd. VI. 1885.

Hackel, E. II. Gramineae. Natürl. Pflanzenfamilien. II. Thl. 2. Abtheil.

Harvey and Sonder. Flora capensis etc. Dublin 1860—65.

Heinricher, E. Ueber einige im Laube dicotyler Pflanzen trockenen Standortes auftretende Einrichtungen, welche muthmasslich eine ausreichende Wasserversorgung des Blattmesophylls bezwecken. Botan. Centralblatt 1885.

Hoffmann, H. Ueber Kalk- und Salzpflanzen. Landw. Versuchs-Stationen. Bd. XIII. 1870.

Hooker, J. D. I. Handbook of the New-Zealand Flora. London 1867.

— II. Flora of British India. Vol. I—V.

Hooker, W. J. Niger Flora or Enumeration of the Plants of Western Tropical Africa. London 1849.

Jacquin, W. J. Selectarum Stirpium americanarum historia etc. Vindobonae 1763.

Johow, Fr. I—II. Vegetationsbilder aus West-Indien und Venezuela. I. u. II. Kosmos 1884.

— III. Ueber die Beziehungen einiger Eigenschaften der Laubblätter zu den Standortsverhältnissen. Pringsheim's Jahrb. Bd. XV.

Jouan. Recherches sur l'origine et la provenance de certains végétaux phanérogames dans les îles du grand océan. Mém. soc. des sciences de Cherbourg 1865.

Junghuhn, F. Java, seine Gestalt, Pflanzendecke und innere Bauart. Bd. I. Leipzig 1852.

Karsten, G. Ueber die Mangrovevegetation im malayischen Archipel. Berichte der deutschen botanischen Gesellsch. Generalversammlungsheft 1890.

Kittlitz, F. H. v. Vierundzwanzig Vegetationsansichten von Küstenländern und Inseln des stillen Oceans etc. Siegen und Wiesbaden 1844.

Klebs, G. Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Tübinger Untersuchungen 1887.

Koch. Synopsis florae germanicae. Ed. II. 1843—45.

Koehne, Ae. Lythraceae monographice describuntur. Engler's Jahrb. Bd. 1—6.

Kuntze, O. Um die Erde. Leipzig 1881.

Kurz, S. Preliminary report on the forest and other vegetation of Pegu. Calcutta 1875.

— Forest Flora of British Burma. Calcutta 1877.

Lecoq. Etudes sur la géographie botanique de l'Europe et en particulier sur la végétation du plateau central de la France. 9 vols. Paris 1854—58.

Lesage, P. Recherches expérimentales sur les modifications des feuilles chez les plantes maritimes. Revue générale de botanique. Tome II. 1890.

Linnaeus. Coloniae Plantarum. Amoenitates Botanicae VIII.
Meyen. Grundriss der Pflanzengeographie. Berlin 1836.
Meyer, Arth. Ueber die Assimilationsprodukte der Laubblätter angiospermer Pflanzen. Bot. Zeit. 1855.
Mez, C. Lauraceae americanae monographice descriptae. Jahrb. des Königl. botanischen Gartens zu Berlin. Bd. V. 1889.
Miquel, F. A. W. Flora Indiae Batavae. Amsterdam 1855.
Oliver, D. Flora of tropical Africa. Vol. I—III. London 1866—78.
Pechuel-Lösche. Die Loango-Expedition. Leipzig 1882.
Rolfe, R. A. On the Flora of the Philippine Islands and its probable derivation. Journal of the Linnean Society. Bot. Vol. XXI.
Rumphius, G. E. Herbarium amboinense. Amsteled. 1741—1755.
Sachs, J. Ueber den Einfluss der chemischen und physikalischen Beschaffenheit des Bodens auf die Transpiration. Botan. Zeit. 1860.
Schenck, H. I. Ueber das Aerenchym. Pringsh. Jahrb. Bd. XX. 1889.
— II. Ueber die Luftwurzeln von Avicennia tomentosa und Laguncularia racemosa. Flora 1889.
Schimper, A. F. W. I. Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen etc. Bot. Mittheil. aus den Tropen. Heft I. 1888.
— II. Die epiphystische Vegetation Amerikas. Ibid. Heft II. 1888.
— III. Zur Frage der Assimilation der Mineralsalze durch die grüne Pflanze. Flora 1890.
— IV. Ueber Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration, vornehmlich in der Flora Java's. Monatsber. der Berliner Akademie der Wissenschaften. Bd. VII. 1890.
Schulz, A. Die Vegetationsverhältnisse der Umgebung von Halle. 1888.
Schumann, C. und Hollrung, M. Die Flora von Kaiser-Wilhelms Land. Berlin 1889.
Schweinfurth, G. Pflanzengeographische Skizze des gesammten Nil-Gebiets und der Uferländer des Rothen Meers. Petermann's Mittheil. 1868.
Seemann, B. Flora Vitiensis. London 1865—73.
Semper, K. Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere. Leipzig 1880.
Sloane in Philosophical transactions of the Royal Society of London 1696. XIX. (Mir nur durch Hemsley bekannt.)
Sluiter. Over eenige nieuwe en minder bekende gevallen van Aanpassing etc. Natuurk. Tijdschrift voor Nederl. Indie. Bd. 47.
St. Hilaire. Second Mémoire sur les plantes auxquelles on a attribué un placenta central libre. Mémoires du Muséum d'histoire naturelle. Bd. IV. p. 387.
Statl, E. Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Stand-

orts auf die Ausbildung der Laubblätter. Jenaische Zeitschr. für Naturw. Bd. XVI. 1883.

Thomson, Sir W. und Murray, J. Report on the scientific Results of the voyage of H. M. Challenger during the years 1873—76 etc. Botany Vol. I by W. B. Hemsley. Inhalt: I. Report on present state of knowledge of various insular floras etc. II. Report on the Botany of the Bermudas and various other Islands of the Atlantic and southern Oceans. III. id. IV. Report on the Botany of Juan Fernandez, the South-eastern Moluccas and the Admiralty Islands. Appendix: On the dispersal of plants by oceanic currents and birds.

Tonning in Amoenitates academicae. VII. p. 477.

Treub, M. Notice sur la nouvelle Flore de Krakataua. Annales du Jardin botanique de Buitenzorg 1888.

— Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule. Ibid. Vol. III.

Tschirch, A. Ueber einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort etc. Halle 1881.

Tulasne. Florae madagascariensis Fragmentum. Ann. des sciences naturelles. Botanique, 4e série, Bd. 6. 1856.

Vesque, J. De l'influence du milieu sur la structure anatomique des végétaux. Annales des sciences naturelles. Botanique. 6e série. Bd. XII.

Volkens, G. I. Beziehungen zwischen Standort und anatomischem Bau der Vegetationsorgane. Jahrb. des Botanischen Gartens zu Berlin. Bd. III.

— II. Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. Berlin 1887.

— III. Ueber Pflanzen mit lackirten Blättern. Ber. der Botan. Gesellschaft 1890.

Warburg, O. Beiträge zur Kenntniss der papuanischen Flora. Engler's Jahrb. 1890.

Warming, E. Rhizophora Mangle. Engler's Jahrb. Bd. IV. 1883.

Wieler. Plasmolytische Versuche mit unverletzten phanerogamen Pflanzen. Ber. d. bot. Ges. 1887.

Wight. Icones Plantarum Indiae Orientalis or figures of Indian plants. Madras 1840—56.

Willkomm, M. Die Strand- und Steppengebiete der iberischen Halbinsel und deren Vegetation. Leipzig 1852.

Wolff. Aschenanalysen von land- und forstwirthschaftlichen Produkten. 1. u. 2. Thl. 1871 u. 1880.

Einleitung.

Der europäische Strand ernährt bekanntlich nur eine dürftige Vegetation. Der Boden ist spärlich bewachsen, die Formen sind wenig mannigfach, der Baumwuchs fehlt oder ist krüppelhaft. Die ganze Flora steht gleichsam unter dem Banne des zu grossen Gehalts des Bodens an Chlornatrium, welcher einer reichen Formenentfaltung keinen Spielraum gewährt, sondern die Wahl zwischen einigen wenigen Typen der Organisation gebietet.

In den Küstenstrichen der feuchten Tropengebiete, wo die klimatischen Bedingungen die für die Vegetation günstigsten sind, wird die schädliche Wirkung des Salzes abgeschwächt, ohne dass die Strandflora aufhöre, ein charakteristisches Gepräge zu zeigen. Im Gegentheil, letzteres tritt, dem grösseren Spielraum, den günstigere Bedingungen gewähren, entsprechend, in viel zahlreichern Eigenthümlichkeiten zum Vorschein. Wie die Bevölkerungen der Küsten in ihrem ganzen Thun und Treiben, so zeigen sich auch die oft sehr üppigen pflanzlichen Strandgesellschaften der Tropen in mannigfachster Weise vom Meere beherrscht. Einerseits trägt der Bau dieser Gewächse das Gepräge der mit dem Leben auf dem Strande verbundenen Gefahren, in Schutzmitteln der transpirirenden Organe gegen die ungünstige Wirkung der Seesalze, in solchen der ganzen Pflanze gegen Seewind und Wellenschlag, gegen die Bewegungen der Ebbe und Fluth oder des losen Dünensandes, andererseits aber auch ausgiebige

Ausnutzung solcher Vortheile, wie sie das Meer ihnen bietet, namentlich der Strömungen, welche ihre Früchte und Samen auf ungeheure Entfernungen forttragen und welchen so viele Strandpflanzen in erster Linie ihre transoceanischen Areale verdanken.

Der Gegenstand dieser Arbeit ist zu versuchen, die zahlreichen Eigenthümlichkeiten der indo-malayischen Strandflora, welche sich vor allen anderen Strandfloren durch den Reichthum ihrer Formen, die Mannigfaltigkeit ihrer Anpassungen, die scharfe Differenzirung ihrer Formationen auszeichnet, auf ihre Factoren zurückzuführen und zu zeigen, wie diese Eigenthümlichkeiten wiederum die geographische Verbreitung beeinflusst haben.

Die Leiter der königlichen Herbarien zu Berlin, Kew und Leyden, sowie die Herren Dr. G. Karsten in Rostock, Dr. Schenck in Bonn, Dr. C. Schumann und Prof. Dr. Urban in Berlin, Dr. O. Warburg in Hamburg haben mich mit Material unterstützt. Herr General-Forstinspektor a. D. Dr. Brandis hatte, wie bei früheren Gelegenheiten, wieder die Güte, mir seine an tropischen Florenwerken reiche Bibliothek zur Verfügung zu stellen, und der bereits erwähnte Herr Dr. Warburg hatte die grosse Gefälligkeit, mir zahlreiche von ihm aufgezeichnete pflanzengeographische Notizen, die in dieser Arbeit ausgedehnte Verwendung gefunden haben, sowie eine reiche Sammlung von ihm in Ostasien aufgenommener schöner Strandphotographieen, aus welchen ich die auf unseren Tafeln I—III reproducirten Bilder auswählte, in liberalster Weise zur Verfügung zu stellen. Allen diesen Herren möchte ich an dieser Stelle meinen besten Dank aussprechen.

Die in dieser Arbeit veröffentlichten Untersuchungen wurden 1886 in Brasilien begonnen, aber vornehmlich auf Java, zum kleineren Theile auch auf Singapore und Ceylon, während des Wintersemesters 1889—90 ausgeführt und nach meiner Rückkehr in Bonn vervollständigt. Als Centrum für die Excursionen und Reisen, die zu diesen und anderen Untersuchungen unternommen

wurden, diente hauptsächlich das von Dr. Treub gegründete botanische Institut zu Buitenzorg, wo auch derjenige Theil der Untersuchungen, der nicht in Europa gemacht werden konnte, ausgeführt wurde. Dem unermüdlichen Entgegenkommen des Leiters dieses Instituts und der ausgezeichneten Einrichtung desselben, sowie dem Reichthum des mit demselben verbundenen berühmten Gartens habe ich es zu verdanken, dass ich in der kurzen Zeit, die mir zur Verfügung stand, diese und andere Untersuchungen so weit, wie es mir an Ort und Stelle geschehen zu müssen schien, auszuführen im Stande war.

I.

Die Structur der Strandgewächse in ihrem Zusammenhang mit dem Salzgehalt des Substrats.[1]

Das charakteristische Gepräge der Flora des Strandes hat seit langer Zeit die Aufmerksamkeit auf sich gezogen.[2] Der bläuliche, durch Wachskörnchen bedingte Ueberzug vieler Arten, die starke Behaarung anderer verleiht der Flora, welche in Europa den äussersten, sandigen Saum der Küsten bewohnt, ein eigenartig fahles Aussehen, welches in den diesbezüglichen Beschreibungen stets hervorgehoben wird, ebenso wie das häufige Vorkommen von Succulenten, einer Pflanzenform, die sonst an ein trockenes Klima gebunden auftritt.

Der ursächliche Zusammenhang zwischen dem Salzgehalt des Substrats und den Eigenthümlichkeiten im vegetativen Aufbau der Halophyten wurde bis jetzt nur für die Succulenz erläutert, welche bald auf einen vermeintlichen grösseren Turgor[3] der Zellen, bald auf geringeren Wasserverlust durch Transpiration in Folge des Vorhandenseins hygroskopischer Salze, zurückgeführt

---

[1]) Der Inhalt dieses Kapitels ist theilweise in abgekürzter Form in meiner Mittheilung an die Königliche Akademie zu Berlin, Sitzung vom 31. Juli 1890, bereits erschienen.

[2]) Man vergleiche z. B. die ausführlichen Schilderungen der iberischen Strandflora bei Willkomm l. c.

[3]) Gerade das Gegentheil wäre eigentlich anzunehmen.

wurde. Einen Beweis für diese Annahme fand man in dem Erfolg von Culturen der gleichen Pflanzenart mit oder ohne Salz, aus welchen sich ergab, dass reichliche Zufuhr von Chlornatrium häufig eine Zunahme der Blattdicke hervorrief. Wie man sich durch solche Factoren, wie die erwähnten, das Zustandekommen von Formen, wie Salicornia, oder auch nur die mit Reduction der Oberfläche verbundene fleischige Beschaffenheit der Blätter vieler mit Salz cultivirter Pflanzen erklären will, ist mir nicht recht begreiflich. Wie dem auch sei, die succulenten Halophyten wurden trotz aller Aehnlichkeit der äusseren Gestalt von den Fettpflanzen des Binnenlands scharf geschieden, die fleischige Beschaffenheit der letzteren wurde zu den Schutzmitteln gegen Trockenheit gerechnet, während sie bei den Salzpflanzen als eine unmittelbare, nicht als Anpassung zu betrachtende Wirkung des Chlornatrium aufgefasst wurde.

Wie unberechtigt eine solche Trennung ist, zeigt schon der Umstand, dass viele Fettpflanzen des Binnenlands, deren gewöhnliche Standorte trocken sind, häufig als zufällige Bestandtheile der Strandflora auftreten, wie z. B. Arten von Opuntia, Agave, mehrere Portulacaceen und Aizoaceen. Wenn es auch richtig ist, dass gewisse auf gewöhnlichem Boden cultivirte Succulenten des Strandes dünnere Blätter bekommen, wie Cakile maritima, Cochlearia officinalis etc., so gibt es eine Anzahl anderer, die auf gewöhnlichem Boden eine fleischige Structur beibehalten und von ihrem gewöhnlichen Aussehen höchstens ebensoviel abweichen, als die in der Sonne und im Schatten cultivirten Individuen derselben Art, so z. B. Arten von Mesembryanthemum. Man könnte vielleicht einwenden, dass letztere nur trockenen salzigen Boden bewohnen und daher zu den ächten Succulenten gerechnet werden dürften. Ganz das Gleiche gilt aber auch von Aloë vulgaris Lamk., die „in arenosis maritimis humidis“ und Aloë perfoliata, die in „humidis maritimis“ [1]) ihre natürlichen Standorte

[1]) Willkomm, Strand- u. Steppengeb. etc. p. 154.

haben, übrigens auch von den an feuchten Boden gebundenen Salicornien. Zeigt schon das häufige Vorkommen von Binnenlandsucculenten als zufällige Bestandtheile der Strandflora, dass ihr reicher Saftgehalt sie zur Lebensweise auf Salzboden besonders befähigt, so ist letzteres von Battandier[1]) auch direkt nachgewiesen worden in dem Umstande, dass, wenn bei stürmischer See Salzwasser über die algierischen Strandgebiete hinausgelangt, die Succulenten (z. B. Cotyledon Umbilicus), die stark behaarten Pflanzen (z. B. Artemisia arborescens), auch die Monocotylen und Gymnospermen, besser resistiren als die zartblätterigen, wie Urtica, Parietaria; zu ähnlichen Resultaten kam ich auch bei nachher zu schildernden Culturen (Cineraria hybrida, Convolvulus Cneorum, Kleinia ficoides, Mesembryanth. rubricaule).

Wäre die Succulenz direkt durch den geringeren Wasserverlust oder grösseren Turgor bedingt, wie es behauptet wird, so müsste sie eine allen Halophyten gemeinsame Eigenthümlichkeit sein. Viele der Strandbäume der indischen Flora besitzen aber lederartige, keineswegs fleischige Blätter; Casuarina equisetifolia hat ein äusserst saftarmes und spärliches Laub. Soviel ich weiss, sind die Tamarix-Arten auch auf dem Strande keineswegs succulent, und letztere Eigenschaft wird den halophilen Artemisien und Gräsern allgemein abgesprochen. Ausserdem wurde durch Lesage[2]) festgestellt, dass es eine Anzahl Binnenlandpflanzen gibt, deren Blätter bei Cultur in Salzboden die gleiche Dicke wie unter gewöhnlichen Verhältnissen beibehalten[2]) oder sogar dünner werden.

Die Succulenz ist die einzige der Eigenthümlichkeiten der Strandgewächse, deren Erklärung bis jetzt versucht worden wäre. In Bezug auf die Wachsüberzüge, die reichliche Behaa-

[1]) l. c. p. 191.

[2]) l. c. p. 54. Unter 85 untersuchten Pflanzenarten hatten 54 dickere Blätter auf dem Strande als im Binnenland, während bei 27 ein Unterschied nicht constatirt, bei 4 sogar eine Abnahme merklich war. S. unten.

rung, die Reduction der transpirirenden Oberfläche und andere Eigenthümlichkeiten vieler Salzpflanzen hat man sich, aus begreiflichen Gründen, jeder Deutung enthalten.

Bei einer von den Lebensbedingungen abstrahirenden, nur die habituellen Merkmale berücksichtigenden Betrachtung der Strandflora wird wohl jedem objektiven Beobachter das xerophile Gepräge derselben auffallen. Die Eigenthümlichkeiten der Halophyten schliessen sich denjenigen der Pflanzen an, die der Gefahr zu grossen Wasserverlustes ausgesetzt sind; Succulenz, Reduction der transpirirenden Oberfläche durch Unterdrückung der Laubblätter, starke Behaarung, Wachsüberzüge kommen, ähnlich wie den Strandpflanzen, auch den Bewohnern der Steppen und Wüsten, den alpinen Gewächsen und den Epiphyten zu und werden allgemein, unzweifelhaft mit Recht, als Schutzmittel gegen zu starke Transpiration betrachtet.

Wenden wir uns an die hier allein näher zu berücksichtigende indische Strandflora, so ist ihr äusseres Gepräge im Ganzen ebenfalls als ein xerophiles zu bezeichnen, wenn auch in etwas weniger hohem Grade als in Europa. Viele der indischen Strandbäume sind reich belaubt, ihre Blätter besitzen aber stets ausgeprägte Schutzmittel gegen Transpiration, und zwar am meisten da, wo man solche am wenigsten erwarten würde, nämlich in der Mangrove. Die Mangrovebäume haben fleischige (Sonneratia, Lumnitzera, Carapa), oft gleichzeitig lederartige (Rhizophoreen), oder stark behaarte (Avicennia) Blätter, die bei mehreren Arten isolateral gebaut und entsprechend gestellt sind, so bei Sonneratia, Lumnitzera, Ceriops, in der indischen, Laguncularia racemosa, in der amerikanischen Mangrove.

Aehnliche Eigenschaften finden wir bei den Sträuchern und Bäumen des festen Strandes; hier ist auch starke Behaarung häufig (z. B. Tournefortia argentea, Sophora tomentosa). Lackirte

Blätter [1]) hat Dodonaea viscosa. In Casuarina equisetifolia haben wir ein Analogon der Tamarix-Arten, die übrigens auch in Vorderindien vorkommen. Succulente, blattlose Euphorbien erinnern an die Wüste. An kleinen Fettpflanzen, wie Portulaceen, Ficoideen ist kein Mangel, wenn auch die Succulenz weniger häufig ist, als in der europäischen Strandflora.

In dem Bau ihres Stammes, in der Art ihrer Verzweigung erinnern die Holzgewächse des indischen Strandes entschieden an diejenigen trockener Gebiete. Das Holz ist massig entwickelt, nicht locker und weich, wie sonst bei den meisten Bäumen nasser Standorte, sondern hart und dicht. [2]) Die Aeste sind manchmal schirmförmig ausgebreitet (Bruguiera gymnorhiza, Lumnitzera coccinea, die Leguminosen; in Etagen bei Terminalia Katappa), wie bei vielen Bäumen trockener Gebiete, oder auch unregelmässig gekrümmt und gebogen, dem Krummholz ähnlich.

Auffallender als in der äusseren Erscheinung tritt indessen der xerophile Charakter der indischen Strandflora in der anatomischen Structur ihrer Vertreter, und zwar namentlich einerseits in der nassen Mangrove, andererseits in der thatsächlich oft auf trockenem Substrat wachsenden Dünenflora (Pescapraeformation).

Ein Blick auf die Tafel IV (exl. 4, 5, 6, 17) wird genügen, um die Richtigkeit der eben aufgestellten Behauptung zu beweisen. Sämmtliche Bilder scheinen einer entschieden xerophilen Flora entnommen zu sein, und doch rühren dieselben von Mangrovebäumen her, die eine halb aquatische Lebensweise führen.

Wir finden in der Blattstructur der Strandbäume alle Eigenthümlichkeiten wieder, welche sonst mit xerophiler Lebensweise verknüpft vorkommen und als Schutzmittel gegen Transpiration aufgefasst

[1]) Vgl. Volkens III.
[2]) Vgl. darüber, für die Rhizophoraceen, Gamble l. c.

werden. So besitzen die Blätter der Mangrovegewächse ganz allgemein eine dickwandige, stark cuticularisirte Oberhaut, namentlich bei Brnguiera gymnorhiza (Fig. 16), Ceriops candolleana, Kandelia Rheedii, Lumnitzera coccinea und racemosa, Carapa moluccensis und obovata, Aegiceras majus. Eingesenkte oder mit krugförmigem Vorhof versehene Spaltöffnungen, ähnlich denjenigen, welche Tschirch und Volkens für die Xerophyten Australiens bezw. der Sahara beschrieben haben, sind bei den Mangrovebäumen eine gewöhnliche Erscheinung (Rhizophora mucronata (Fig. 12), Aegiceras (Fig. 15), Sonneratia (Fig. 2), Ceriops (Fig. 13) etc.); stets ist Wassergewebe vorhanden, manchmal von enormer Ausbildung (Rhizophora mucronata (Fig. 11), Xylocarpus (Fig. 8), Lumnitzera, Sonneratia). Das Mesophyll ist beinahe lückenlos und vorwiegend durch Palissaden gebildet. Die Enden der Gefässbündel sind häufig durch Hinzutreten zahlreicher, rundlicher Tracheïden mächtig erbreitert (Bruguiera caryophylloides, Sonneratia-Arten (Fig. 3), Avicennia, Kandelia, Ceriops, Laguncularia), eine Erscheinung, die sonst nur für Pflanzen der trockensten Standorte bekannt war.[1]) Bei einigen Arten sind lange Steinzellen zwischen den Palissaden zerstreut (so namentlich Rhizophora, Sonneratia), Schleim kommt bei mehreren Arten vor (Sonneratia, Acanthus ilicifolius etc.). Alle diese, sonst nur für ausgesprochene Xerophyten bekannte und gewiss mit Recht als Schutzmittel gegen Transpiration aufgefasste Eigenschaften der Structur sind da am auffallendsten ausgebildet, wo die Pflanzen im reinen Seewasser wachsen, z. B. auf Korallenriffen.

Im Folgenden soll die Blattstructur der Mangrovegewächse, zunächst diejenige der Rhizophoraceen, etwas eingehender geschildert werden. (Hierzu Taf. IV.)

Rhizophora mucronata (Fig. 11). Structur bilateral. Epidermis mit sehr dicker, stark cuticularisirter Aussenwand. Spaltöffnungen vertieft, mit starken Cuticularleisten versehen (Fig. 12), die

[1]) Vgl. darüber Vesque, Heinricher, Kohl, Volkens.

oberhalb der Spalte eine Kammer bilden. An der Oberseite ein mehrschichtiges Wassergewebe, das bei Sonnenblättern etwa $^3/_4$ der Blattdicke einnimmt, an Schattenblättern desselben Baums schwächer ausgebildet ist. Von diesem Wassergewebe dringen in das Mesophyll grosse, ebenfalls farblose Zellen von etwas schleimigem Inhalt. Das Mesophyll ist in Palissaden- und Schwammparenchym differenzirt; in ersterem befinden sich spitze, senkrecht gegen die Blattfläche gerichtete Steinzellen. Unterhalb der Epidermis der Unterseite befindet sich eine Schicht von Wassergewebe, von welcher Gruppen grosser farbloser Zellen in das Schwammparenchym hervorragen.

Rhizophora conjugata. Die Blätter sind ähnlich gebaut, wie bei der vorigen Art; ein so mächtiges Wassergewebe scheint aber nicht vorzukommen.

Ceriops candolleana. Etwas isolateral. Die kleinzellige Epidermis hat eine dicke, stark cuticularisirte Aussenwand; die Spaltöffnungen (Fig. 13) sind sehr klein und vertieft. Unter der Epidermis befindet sich an der Oberseite zweischichtiges, an der Unterseite einschichtiges Wassergewebe. Das Palissadenparenchym ist an der Oberseite stärker entwickelt als an der Unterseite. Die Mitte ist von einer mächtigen Lage englückigen, etwas Chlorophyll führenden Parenchyms eingenommen.

Kandelia Rheedii. An Schnitten durch ein getrocknetes Blatt konnte festgestellt werden, dass dasselbe auch ausgesprochen xerophile Structur besitzt. Die Aussenwand der dreischichtigen Epidermis ist stark verdickt. Unterhalb der letzteren liegt grosszelliges Wassergewebe. Die Gefässbündelenden sind mit grossen Speichertracheïden versehen.

Bruguiera parviflora und caryophylloides. Structur bilateral, weniger auffallend xerophil als bei den Rhizophoren; beide Arten bewohnen aber meist weniger salzige Standorte als letztere. Das Wassergewebe ist auf eine einzige subepidermale Schicht beschränkt. Als Schutzmittel wirken ausserdem die hier sehr dicke und stark cuticularisirte Aussenwand der Epidermis, die Erbreiterungen der Gefässbündelenden.

Bruguiera gymnorhiza und eriopetala besitzen grössere und dickere Blätter, von festerer lederartiger Textur als die beiden vorigen. Die cuticularisirte Aussenwand (Fig. 16) erreicht, bei der ersteren wenigstens, eine grössere Dicke als bei irgend einer anderen Mangrovepflanze und bildet, da das Wassergewebe auf eine Schicht reducirt ist, das wichtigste Schutzmittel gegen Transpiration.

Wir gehen jetzt zu der Blattstructur der nicht zu den Rhizophoraceen gehörigen Mangrovegewächse über:

Sonneratia acida (Fig. 1—3). Die Gestalt der Blätter wechselt an einem und demselben Baum zwischen einer schmal keilförmigen und rundlich elliptischen, die letztern sind stets aufrecht und ausgesprochen isolateral gebaut. Die Mitte des Blattes ist von einem dünnwandigen, farblosen Wassergewebe eingenommen, welches, ganz ähnlich wie bei gewissen epiphytischen Peperomien und Gesneraceen [1]) in den basalen Blättern weit stärker entwickelt zu sein pflegt, als in den gipfelständigen, und 2—3 mm Dicke besitzen kann. Die Zellen des Wassergewebes sind in den dünneren Blättern polyëdrisch, in den dicken prismatisch, schliessen dicht an einander. Im Wassergewebe verlaufen die zahlreichen Gefässbündel mit ihren verdickten Enden; in demselben befinden sich auch vielverzweigte Steinzellen, die spitze Aeste zwischen die Mesophyllzellen senden. Beiderseits ist das Wassergewebe durch grünes Mesophyll begrenzt, welches in den isolateralen Blättern auch an der morphologischen Unterseite den Charakter von Palissadenparenchym besitzt, wenn auch in etwas schwächerer Ausbildung als an der Oberseite, während bei den schmalen Blättern die grünen Zellen der Unterseite nur schwach gestreckt sind. Im grünen Mesophyll eingebettet und bis zur Epidermis reichend, liegen zahlreiche, grosse Schleimzellen. Die Epidermiszellen besitzen, namentlich in den isolateralen Blättern, eine sehr dicke, fein gerippte Aussenwand; in ihrem Inneren zeigt sich je ein dunkler Klumpen, vielleicht ein Sphaerokrystall. Die Spaltöffnungen sind eingesenkt; ihren Bau illustrirt die Fig. 2.

Im Wesentlichen gleich gebaut fand ich die Blätter von Sonneratia alba, apetala, sowie der vielleicht nur als Formen von S. acida zu betrachtenden S. obovata, Pagatpat, lanceolata.

Carapa moluccensis (Fig. 7—8). Blätter bilateral. Unter der kleinzelligen Epidermis der Oberseite liegt zweischichtiges, mächtiges Wassergewebe mit prismatischen Zellen. Darunter befindet sich das scharf in Palissaden- und kleinlückiges Schwammparenchym differenzirte Mesophyll, in welchem einige Schleimzellen zerstreut liegen. Durch das Mesophyll verlaufen die von sklerenchymatischen Scheiden umhüllten und von schönen Kalkoxalatkrystallen gepflasterten Gefässbündel.

[1]) Vgl. Schimper, Epiph. Vegetat. Amerikas p. 37.

Lumnitzera coccinea. Blätter isolateral. Die Mitte ist von einem mächtigen Wassergewebe eingenommen, dessen unregelmässig polyëdrische Zellen, die theilweise Kalkoxalatdrusen enthalten, dicht aneinander schliessen. Die Gefässbündel sind am Ende fächerförmig erbreitert, ähnlich wie bei Sonneratia. Beiderseits grenzt an das Wassergewebe lückenloses Palissadenparenchym, das an der Unterseite etwas schwächer als an der Oberseite ausgebildet ist. Die kleinzellige Epidermis ist, namentlich an der Oberseite, mit dicker, stark cuticularisirter Aussenwand versehen.

Bei Lumnitzera racemosa (Fig. 9—10) finde ich mehr grosszelliges Wassergewebe, weit mehr entwickeltes, aus hohen Palissaden bestehendes Mesophyll, dickere Aussenwände der Epidermis, als bei L. coccinea. Ob diese Unterschiede durchgreifend sind, muss ich dahingestellt lassen.

Scyphiphora hydrophyllacea. Structur bilateral. Epidermis beiderseits kleinzellig, an der Oberseite mit dicker Aussenwand. Wassergewebe nur oberseits subepidermal, zweischichtig, die innere Schicht etwas chlorophyllhaltig. Scharfe Differenzirung in Palissaden und Schwammparenchym.

Aegiceras majus (Fig. 14—15). Structur bilateral. Epidermis mit sehr dicker, stark cuticularisirter Aussenwand, eingesenkten Spaltöffnungen und Drüsen. Grosszelliges, subepidermales Wassergewebe, zwei- bis dreischichtig oberseits, einschichtig unterseits. Mesophyll sehr englückig. Mächtige Sklerenchymscheiden um die Gefässbündel.

Avicennia tomentosa und officinalis. Bilateral. Epidermis der Oberseite kleinzellig mit stark cuticularisirter, ziemlich dicker Aussenwand. Mehrschichtiges subepidermales Wassergewebe. Mesophyll wesentlich aus Palissadenzellen gebaut, beinahe lückenlos, ausser unterhalb der Spaltöffnungen, wo sich kleine Nester von Schwammgewebe befinden. Epidermis der Unterseite dicht behaart. Gefässbündelenden erbreitert.

Acanthus ilicifolius. Die dicken, lederartigen, meist stacheligen Blätter sind bilateral gebaut; sie besitzen eine stellenweise verdoppelte Schicht grosszelligen Wassergewebes unterhalb ihrer Epidermis.

In den Wäldern und Gebüschen oberhalb der Fluthlinie (Barringtoniaformation) ist, in Folge des Humusgehalts des Bodens, der das Regenwasser zurückhält, letzterer weniger salzreich, als das Seewasser. Die Schutzmittel im anatomischen Bau der Blätter sind hier im Ganzen

weniger ausgeprägt, als in der Mangrove, wenn auch, wie der Vergleich der gleichen Species aus verschiedenen Standorten zeigt, bedeutend mehr entwickelt, als im Binnenland. Es herrscht in dieser Hinsicht übrigens ein auffallender Unterschied zwischen den Pflanzen des äusseren, dem Meere zugekehrten, und des inneren Waldsaums. An ersterem haben, bei gleicher Beleuchtung, die Blätter mehrerer Arten eine viel bedeutendere Dicke, als an letzterem, so Clerodendron inerme, Wollastonia glabrata, Ximenia americana. Die grössere Dicke beruht hier stets auf stärkerer Entwickelung des Palissadenparenchym. Ungleiche Blattdicke zeigt sich ausserdem auch an die Beleuchtung gebunden.

Dass diese Schutzmittel gegen Transpiration mit dem Salzgehalt des Substrats zusammenhängen, geht aus den Veränderungen hervor, welche die Halophyten erleiden, wenn sie in gewöhnlichem Boden cultivirt werden. Die Fig. 1 und 4 stellen Querschnitte durch die Blätter von Sonneratia acida dar, die erstere von einem in der Mangrove wachsenden, die letztere von einem in Buitenzorg cultivirten Baume. Man sieht beim ersten Blicke, dass die Schutzmittel gegen Transpiration bei letzterem weit schwächer ausgebildet sind; die Cuticula ist dünner, die Spaltöffnungen sind oberflächlich, die Schleimzellen fehlen ganz, das Wassergewebe und das Mesophyll sind schwächer entwickelt, die Gefässbündelenden sind schmal (vergl. Fig. 6 mit 3), die Intercellularen sind meist grösser.

Acanthus ilicifolius hat in Buitenzorg dünnere Blätter und weit grössere Intercellularräume als an den natürlichen Standorten; er entbehrt beinahe ganz des Schleims, der den auf salzhaltigem Substrat wachsenden Pflanzen in grosser Menge zukommt.

Auch bei den Gewächsen, deren natürlicher Standort der feste Strand ist, zeigen sich in Buitenzorg auffallende Veränderungen der anatomischen Structur. So bei dem Baum Calophyllum inophyllum, dessen Blätter einen viel mehr schwammigen Bau und eine bedeutend dünnere Cuticula besitzen, als auf Salz-

boden bei Priok, dem Hafen von Batavia. Aehnliche Unterschiede, bestehend in Abnahme der Blattdicke auf Kosten des Palissadenparenchyms und Zunahme der Grösse der Intercellularen, zeigen sich bei Clerodendron inerme, Scaevola Koenigii; bei letzterer Art sind auf dem Strand Steinzellen, die der cultivirten Pflanze fehlen, vorhanden. Ipomoea pes caprae hat auf dem Strande bei Priok viel dickere Blätter und eine dickere Cuticula als in Buitenzorg; ausserdem sind am natürlichen Standorte die Gefässbündelenden durch Hinzutreten grosser Tracheïden bedeutend erbreitert, während sie in der cultivirten Pflanze schmal sind.

Um jeder Fehlerquelle vorzubeugen, war es nöthig, vergleichende Culturversuche mit und ohne Salz, unter sonst ganz gleichen äusseren Bedingungen, anzustellen. Solche Versuche hatte ich bereits in früheren Jahren in Bonn angestellt, und sie wurden diesen Sommer wieder aufgenommen. Inzwischen hat P. Lesage eine sehr sorgfältige, auf ausgedehnten Culturversuchen beruhende Arbeit über den Einfluss des Kochsalzes auf die Structur der Gewebe veröffentlicht, deren Resultate ich vollkommen bestätigen kann.

Die Ergebnisse Lesage's und meiner Culturversuche lassen sich in Kürze dahin resümiren, dass grosser Gehalt des Bodens an Kochsalz, wie er am Meeresstrande vorhanden ist, eine Abnahme der transpirirenden Oberfläche bedingt, indem die Blätter kleiner und dicker werden und weit kleinere Intercellularen enthalten, als auf gewöhnlichem Boden; die Dickenzunahme beruht auf einer stärkeren Entwickelung des Palissadengewebes, welche mit Quertheilungen verbunden sein kann.

Die Unterschiede in der Blattstructur zwischen Pflanzen, die auf gewöhnlichem und solchen, die auf Salzboden cultivirt sind, stimmen mit denjenigen, die zwischen Schatten- und Sonnenblättern zuerst durch Stahl nachgewiesen worden sind, derart

überein, dass, wie der Vergleich zeigte, ein Schnitt durch ein Schattenblatt einer mit Salz cultivirten Pflanze mit einem solchen eines Sonnenblatts derselben Art (z. B. Iresine Herbstii) zum Verwechseln ähnlich aussieht. Die Zunahme der Palissaden in Sonnenblättern ist dementsprechend nicht oder doch nicht bloss als eine Anpassung an stärkere Beleuchtung als solche, sondern, wie auch aus anderen Erscheinungen hervorgeht, als ein Schutzmittel gegen zu starke Transpiration zu betrachten, wie es früher bereits Areschoug behauptet hatte. Es ist übrigens auch klar, dass die langgestreckte Gestalt einer raschen Wasserversorgung günstig ist.

Näheres Eingehen auf die verschiedenartigen Versuche Lesage's ist an dieser Stelle nicht möglich; bei denselben wurden bald Seewasser, bald Chlornatriumlösung zur Begiessung gebraucht oder auch dem Culturboden Sand des Meeresstrandes beigemengt. Versuchspflanzen waren Pisum sativum, Linum grandiflorum und Lepidium sativum. In allen drei Fällen bedingte Zunahme des Salzes eine solche der Blattdicke, die vorwiegend dem Palissadenparenchym zu Gute kam, und eine Abnahme der Intercellularen. Die wichtigsten Resultate wurden mit Lepidium sativum gewonnen, welches eine viel grössere Salzmenge ertrug, als die beiden anderen. Nicht bloss wurden bei demselben die auffallendsten anatomischen Veränderungen nachgewiesen, sondern es stellte sich gleichzeitig heraus, dass mit der Zunahme der Blattdicke eine Abnahme der Blattfläche und der Höhe des Stengels verbunden ist, eine Erscheinung, welche Verf. auch in der Natur beobachtete, z. B. bei Aster Tripolium.

Es wurde ausserdem festgestellt, dass hoher Salzgehalt des Substrats eine Abnahme des Chlorophylls bedingt.

Diese Befunde stimmen mit den Beobachtungen überein, die der Verf. in der Natur angestellt hatte. Derselbe hatte nämlich, in Einklang mit früheren Beobachtern, gefunden, dass grosser Salzgehalt des Bodens in sehr vielen Fällen Zunahme der Blatt-

dicke bedingt, und dass diese Zunahme wesentlich im Palissadenparenchym stattfindet. Es fehlt jedoch nicht an Pflanzen, deren Blätter keine Veränderung in der Dicke zeigen (27 von 85 untersuchten Arten), und bei vier Arten des Binnenlandes (Asplenium Trichomanes, Medicago lupulina, Convolvulus arvensis, Galeopsis ochroleuca) wurde sogar eine Abnahme der Blattdicke festgestellt, wenn dieselben auf dem Strande wachsen.

Es frug sich, ob der geschilderte Einfluss auf die Blattstructur, der sich auch bei meinen nachher zu erwähnenden Versuchen beinahe allgemein zeigte, eine specifische Eigenschaft des Kochsalzes wäre oder auch anderen Salzen zukäme. Versuche mit Kalisalpeter sowie mit vollständiger Nährlösung [1]) führten mich zum Ergebniss, dass auch in diesen Fällen, jedoch erst bei stärkerer Concentration (2—3 %) und in etwas geringerem Grade, *ähnliche* Modificationen auftreten, wie sie Kochsalz hervorruft. Die Versuche wurden an Iresine Herbstii, Coleus Verschaffelti, Lepidium sativum, Malcolmia maritima, Datura Metel und Stellaria media angestellt. In allen Fällen wurde eine Abnahme der Grösse der Intercellularräume beobachtet. Eine Abnahme der Blattgrösse und deutliche, wenn auch weniger als bei Cultur mit Kochsalz ausgeprägte Längenzunahme der Palissaden war bei allen Arten, ausser Datura, vorhanden.

Die vollkommene Uebereinstimmung in der Structur halophiler und xerophiler Gewächse lässt sich nicht anders als durch die Annahme erklären, dass erstere wie letztere der Schutzmittel gegen Transpiration bedürfen, so schwer begreiflich es zunächst erscheinen mag, dass Pflanzen, die eine halbaquatische Lebensweise führen, wie die Mangrovebäume, der Gefahr des Wasserverlustes ausgesetzt seien.

Die Frage, die wir zu beantworten haben, ist

---

[1]) Die zur Herstellung dieser Lösung gebrauchten Salze kamen in folgendem Verhältniss zur Verwendung: Kalknitrat 4; Kalinitrat 4; Schwefelsaure Magnesia 1,5; Kaliphosphat 1,5.

demnach, ob eine Pflanze, die in einem an Kochsalz reichen Substrat bewurzelt ist, der Schutzmittel gegen Transpiration bedarf, auch wenn letzteres constant nass ist.

Man wird wohl zunächst an den hemmenden Einfluss concentrirter Salzlösungen auf die Transpiration denken, der durch Sachs entdeckt, durch Burgerstein näher untersucht,[1]) von Pfeffer dahin erklärt wird, dass „eine zu hohe Concentration einer Lösung in jedem Falle die Transpiration herabdrückt, weil durch dieselbe, so gut wie durch einen relativ wasserarmen Boden, die Wasserversorgung der Pflanze erschwert wird.“ [2]) Begiessen mit einer 2 % Lösung von Kochsalz bedingt allerdings häufig in wenigen Stunden, bei zartbelaubten Gewächsen, ein Erschlaffen, ähnlich demjenigen, das Wasserentziehung hervorruft. In manchen Fällen geht die Pflanze dabei alsbald zu Grunde (Lobelia Erinus), in anderen dagegen wird sie wieder turgescent, auch wenn die Begiessung mit der gleichen Lösung fortgesetzt wird. So verhielt sich Asclepias curassavica, eine in Gewächshäusern häufig cultivirte tropisch-amerikanische Pflanze, die salzreiche Standorte nicht scheut, ohne an solche gebunden zu sein. Ihre Blätter fielen allerdings, bei Begiessung mit 2 % Kochsalzlösung, z. Thl. ab, z. Thl. aber nahmen sie nach 3—4 Tagen die frühere Lage wieder an. Die mikrochemische Untersuchung ergab, dass die Blätter grosse Mengen von Chlornatrium enthielten; jeder Schnitt durch das Mesophyll oder die Nerven machte einen Tropfen Thalliumsulfat weiss wie Milch durch ausgeschiedenes Chlorthallium. Es ist also eine grosse Menge Chlornatrium in die Pflanze eingedrungen und dieselbe ist in Folge dessen im Stande, aus dem

[1]) Sehr verdünnte Lösungen haben hingegen einen fördernden Einfluss auf die Transpiration.

[2]) Pflanzenphysiologie I. p. 151.

salzreichen Substrat das nöthige Wasser wieder zu entnehmen.

Die eben erwähnte Erscheinung des Erschlaffens und nachträglichen Wiederturgescentwerdens dürfte sich wohl, durch geeignete Auswahl der Pflanzen und der in jedem Falle anzuwendenden Concentration, an zahlreichen Objekten constatiren lassen. Ich habe sie ausserdem nur noch an einem von zwei Exemplaren der Primula sinensis und bei Coleus Verschaffelti beobachtet; beide Pflanzen gingen aber nach kurzer Zeit zu Grunde. Praktisches Interesse für meine Frage boten diese Experimente nicht, mit Ausnahme des Umstandes, dass die Pflanze reichlich Kochsalz in ihren Blättern aufgespeichert hatte. Letzteres lässt sich aber meist ohne die Pflanzen zu tödten constatiren, wenn man die Lösung von 0,5 % allmählich auf 1 % (an trockenem Orte, z. B. im Zimmer) oder 2 bis 3 % (im feuchten Warmhause) steigen lässt. Da bleiben weit mehr Pflanzen lebendig und unversehrt, als wenn man sofort mit hoher Concentration begiesst; ein Erschlaffen findet aber meist nicht statt und die mikrochemische Untersuchung ergibt einen sehr hohen Gehalt des Zellsaftes der Blätter an Chlornatrium. Es wird also in der Regel durch entsprechende Anhäufung des Salzes im Zellsafte das osmotische Verhältniss zwischen der Pflanze und ihrem Substrat wiederhergestellt. Vollkommen stehen in Einklang diese Beobachtungen mit denjenigen von Klebs und von Janse an Algen, sowie namentlich von Wieler, mit dessen Ansichten ich übereinstimme, an Phanerogamen, aus welchen hervorgeht, dass die (durch Zucker oder Salpeter hervorgerufene) Plasmolyse wieder rückgängig gemacht wird, indem der Zellsaft eine entsprechende Menge der osmotisch wirkenden Substanz des Medium in sich aufnimmt.

Beobachtet habe ich diese Fähigkeit, eine Begiessung mit 1—3 % Kochsalzlösung zu ertragen und dabei reichlich Kochsalz im Zellsaft ihrer lebenden Zellen aufzuspeichern, bei folgenden

Pflanzen: I. Zimmerculturen im Sommer 1889 und 1890: Iresine Herbstii (1 % Lösung, warf die Mehrzahl der Blätter alsbald ab, erzeugte aber neue vom Halophytentypus), Coleus Verschaffelti (id), Malcolmia maritima (3 %, aus Samen erzogen und gleich begossen), Cochlearia officinalis (id, id), Kochia arenaria (id, id). Matricaria maritima (id, id), Lepidium sativum (2 %, id), Stellaria media (1 %). II. Warmhausculturen im Winter 1890—91: Datura Metel (2 %), Asclepias curassavica (id), Primula sinensis (id). Fuchsia globosa (id, warf bei 3 % die Blätter ab), Cineraria hybrida (3 %, die bei Anfang des Versuchs ausgewachsenen Blätter gingen früher zu Grunde als bei der Controlpflanze), Convolvulus Cneorum (3 %). Begiessung mit concentrirtern Lösungen als die zwischen Klammern angegebene hatte den baldigen Tod der Pflanze zur Folge, ausser bei Kochia und Matricaria, bei welchen wegen Abreise der Versuch unterbrochen werden musste. Nach dem Gesagten besitzt die Mehrzahl der Gewächse die Fähigkeit, in salzreichem Substrat durch entsprechende Aufnahme von Salz in ihren Zellsaft ihre Wasserversorgung wie bei geringerer Salzconcentration auszuführen. Diese Fähigkeit geht auch in der Regel so weit, als diejenige, das Salz zu ertragen. Wir haben in unseren Versuchen, über eine gewisse Concentrationsgrenze hinaus, nicht ein langsames Erschlaffen, sondern ein sofortiges Absterben oder allmähliches Vergilben der Blätter, eine Vergiftung beobachtet. Die Stengelorgane zeigten sich dabei meist viel resistenter, was bei ihrer geringern Transpiration wohl verständlich erscheint. Diese Resultate des Experiments stehen auch mit den Beobachtungen an natürlichen Standorten vollkommen im Einklang. Mit sehr wenigen Ausnahmen ergaben die Mesophyllzellen der untersuchten Strandpflanzen einen hohen Gehalt an Kochsalz. Auch die Analysen von Strandpflanzen, die im folgenden Kapitel mitgetheilt werden sollen, bringen diese Fähigkeit ans Licht.

Von den Versuchspflanzen im Warmhaus zeigten jedoch zwei

Arten, Kleinia ficoides und Mesembryanthemum rubricaule, bei Begiessung mit 3 % Kochsalzlösung, ein der Pfeffer'schen Annahme, welche ja, wie wir gesehen haben, bei entsprechender Versuchsanstellung wohl allgemein auf kurze Zeit Gültigkeit hat, auch für die Dauer entsprechendes Verhalten. Die Blätter der ersteren wurden tieffaltig, ähnlich wie die Finger nach einem Bade, die Stengel und Blätter blieben aber aufrecht, während bei der letzteren die ganzen Sprosse schlaff herabhingen. Beide Pflanzen blieben übrigens vollkommen gesund; sie verhielten sich, obwohl hinreichend feucht gehalten wie Fettpflanzen, vollkommen wie in einem ganz ausgetrockneten Substrat. Nachdem sie einen Monat lang immer mehr erschlafft waren, wurden sie in gewöhnliche Erde umgepflanzt, wo sie sich bald erholten. Es ist daher wohl möglich, dass gewisse Pflanzen des Salzbodens deswegen der Schutzmittel gegen Transpiration bedürfen, weil sie die Gefahr laufen, ihren Wasserverlust, wo derselbe gross ist, nicht hinreichend schnell zu decken. Dies dürfte z. B. für Calophyllum inophyllum gelten, in dessen Laub ich eine relativ schwache Reaction auf Kochsalz erhielt. Für die grosse Mehrzahl der Fälle ist aber, nach unseren Versuchen, eine Gefahr solcher Art ausgeschlossen, und ich habe in der That auch bei grösster Hitze, in der Mittagssonne am Aequator, Symptome von Turgescenzverlust nicht beobachtet, auch nicht bei den fleischigen Arten, wo solcher Verlust äusserlich leicht kenntlich ist, während er z. B. bei Calophyllum, mit seinen ausserordentlich fest gebauten Blättern, ohne solche genauere Untersuchung, wie sie an Ort und Stelle unausführbar war, schwerer nachzuweisen wäre. Auch kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die enormen Salzmengen, indem sie die Verdunstung einerseits verlangsamen, andererseits eine rasche Wasserzufuhr ermöglichen, die Ursache dieses Widerstandes sind. Das Bedürfnis nach Schutzmitteln gegen Transpiration muss, für die grosse Mehrzahl der Fälle wenigstens, anderswo gesucht werden;

der Versuch zeigt bald, dass die Gefahr gerade in diesen Salzanhäufungen liegt.

Aus meinen, in den letzten drei Jahren ausgeführten Versuchen mit Kochsalz, Salpeter und normalen Nährsalzgemischen geht hervor, dass Lösungen dieser Salze, über eine gewisse, nach der Pflanzenart wechselnde Concentration hinaus, den Tod, zunächst des Laubes hervorrufen, schon weit unterhalb dieser Concentration aber die Assimilation derart beeinträchtigen, dass Stärke und Zucker in nachweisbarer Menge nicht mehr erzeugt, Wachsthum, Blüthenbildung etc. ganz oder nahezu sistirt werden, obwohl die Pflanze längere Zeit fortexistiren kann und sich überhaupt ähnlich verhält, wie in destillirtem Wasser oder in kohlensäurefreier Luft. Genauere physiologische Versuche dürften über diese eigenartige Erscheinung Licht bringen; ich gedenke, dieselbe selber später weiter zu untersuchen. Für unseren gegenwärtigen Zweck ist aber die Feststellung der Thatsache genügend; sie macht uns die Nothwendigkeit entsprechender Schutzmittel vollkommen begreiflich. Mehrere diesbezügliche Versuche sind bereits in meiner vorläufigen Mittheilung[1]) erwähnt; sie sollen aber hier mit neuen, dieselben ergänzenden Versuchen wieder beschrieben werden.

Die Menge Kochsalz, welche nöthig ist, um die Bildung von Stärke und Glycose in den Blättern zu verhindern, ist je nach der Art wechselnd. Auch scheint in Wasserculturen eine geringere Menge bereits zu wirken, als in Erde. Mais wurde in einer normalen Nährlösung mit und ohne einen Zusatz von 0,5 % Kochsalz cultivirt. Die Pflanzen mit Kochsalz entwickelten sich nicht mehr als in destillirtem Wasser, blieben aber während der ganzen Dauer des Versuches, nämlich zwei Monate, gesund; die Pflanzen, welche in der gleichen Lösung, aber ohne Zusatz von Kochsalz,

[1]) In den Monatsber. der Berliner Akademie 1890.

gleichzeitig cultivirt wurden, erreichten während dieser Zeit mächtige Dimensionen. Nähere Untersuchung ergab, dass die Kochsalzpflanzen weder Stärke noch Glycose enthielten, während die normal gewachsenen Pflanzen beide Stoffe reichlich enthielten. Bei ähnlicher Behandlung ging Tradescantia Selloi bald zu Grunde.

Zu ganz ähnlichen Ergebnissen führte die Untersuchung aller vorher erwähnten Pflanzen; bei den einen ist die Wirkung eine rasche, so namentlich, bei Begiessung mit 2 % Kochsalzlösung, bei Datura Metel, Cineraria hybrida, Asclepias curassavica, bei andern, wie Convolvulus Cneorum, Kleinia ficoides, Mesembryanthemum rubricaule, Kochia scoparia, überhaupt denjenigen, die sich sehr resistent zeigen, langsamer. Bei den aus Samen in salzreichem Boden cultivirten Pflänzchen von Lepidium sativum, Malcolmia, Cochlearia fand ich nie Stärke oder Glycose, und sämmtliche blieben zwerghaft.

Da wir gesehen haben, dass nicht bloss Kochsalz, sondern auch die eigentlichen Nährsalze, wenn zu reichlich geboten, die Entwickelung von Schutzmitteln gegen Transpiration veranlassen, war es von Wichtigkeit, auch diese Salze auf ihre Wirkung auf die Assimilation zu prüfen. Es stellte sich heraus, dass auch Kalisalpeter, sowie vollständige Nährstofflösungen, die Assimilation verhindern oder doch wesentlich herabsetzen, aber erst bei stärkerer Concentration.

Maispflanzen wurden in chlorfreien Lösungen, in welchen die nöthigen Nährsalze in gleichem Verhältniss, aber in ungleicher Menge aufgelöst waren, gezogen.[1]) Die Pflanzen wuchsen im Anfang gleich schnell, später aber blieben die in der concentrirten Lösung befindlichen mehr und mehr hinter den in normaler Lösung befindlichen zurück; die Untersuchung ergab, dass

[1]) Die concentrirte Lösung enthielt in 600 H_2O: $4NO^3K$, $4N^2O^6Ca$, 1,5 SO_4Mg, 1,5 PO_4K_3. Die verdünnte, normale Lösung wurde hergestellt durch Mischen von 1 Vol. der concentrirten Lösung mit 4 Vol. Wasser.

sie nur im Stengel und dem Mittelnerv etwas Stärke und Glycose enthielten, während die normalen Pflanzen auch im Mesophyll daran reich waren. Zu ganz ähnlichen Resultaten, wie beim Mais, führte auch, bei gleicher Behandlung, die Cultur von Tradescantia Selloi, ferner die Begiessung von Topfpflanzen von Datura Metel mit einer Lösung von Kalisalpeter, die von 1 % allmählich auf 3 % erhöht worden war, diejenige von Iresine, Malcolmia, Coleus mit der in der Anmerkung angegebenen concentrirten Nährsalzlösung.

Der Umstand, dass die Strandpflanzen, trotz der Lebensweise vieler derselben auf einem feuchten bis nassen Substrat, in stets feuchter Luft, eben solcher Schutzmittel bedürfen, wie die Pflanzen trockener Standorte, macht uns eine Erscheinung leicht verständlich, die sonst ein pflanzengeographisches Räthsel zu sein scheint, nämlich das Auftreten ausgesprochener Xerophyten, namentlich Alpenpflanzen,[1]) an salzreichen, feuchten Stellen.

So ist es wohlbekannt, dass Plantago maritima gleichzeitig auf dem Strande, in Salinen und in der alpinen Region der Hochgebirge, aber nicht an anderen Standorten, vorkommt. Das Gleiche scheint von Silene maritima zu gelten (?). Erodium maritimum wächst auf den höchsten Gipfeln Corsikas, ebenso wie Astragalus sirinicus, der mit dem maritimen Astr. Tragacantha ganz nahe verwandt ist, sowie von mehreren australischen Gewächsen. Von besonderem Interesse sind aber in dieser Hinsicht die Mittheilungen Battandier's über die Aehnlichkeit zwischen der Strand- und der Hochgebirgsflora in Algerien.

Diese für unsere Frage so interessanten Erscheinungen beziehen sich zum Theil auf gemeinsame Arten, die in den Zwischenregionen fehlen, zum Theil auf ähnliche Physiognomie.

Folgende Arten sind, nach dem Verf., auf die alpinen Gipfel des Atlas und den Meeresstrand beschränkt: Cerinthe gymnandra,

[1]) Ueber die Lebensbedingungen der Alpenpflanzen vergl. Schimper IV.

Leucanthemum glabrum, Moehringia pentandra, Fumaria rupestris, Urginea undulata, Centranthus Calcitrapa, Siccowia balearica. In anderen Fällen sind die Arten des Strandes mit alpinen wenigstens nächst verwandt: Senecio humilis und S. atlanticus, Erodium mauritanicum u. E. medeense.

Noch wichtiger sind folgende Angaben: Plantago coronopus und Polycarpon tetraphyllum, zwei sehr verbreitete Arten, sind auf dem Strande und in der alpinen Region durch ganz ähnliche Varietäten vertreten. Auf dem Gipfel des Blidaberges hat Leucanthemum glabrum fleischige Blätter, wie am Meeresstrande; in der Ebene cultivirt, erhielt es dünnere Blätter. Auf dem Strande oder in der alpinen Region stark behaarte Pflanzen werden in der Ebene auf gewöhnlichem Boden cultivirt ganz oder nahezu kahl (Buphthalmum maritimum, Bellis atlantica, Allium Chamaemoly, Cerastium Boissieri etc.). Hierher gehört auch die Angabe Boissier's, dass Lotus corniculatus auf der Sierra Nevada bei 3000—3300 m in einer Form mit fleischigen Blättern auftritt. [1]) Das Gleiche gilt bekanntlich auch von der Strandform derselben Art.

Aehnliche Wechselbeziehungen zwischen Halophyten und Xerophyten hat auch die malesische Flora aufzuweisen. So wächst Ficus diversifolia nur als Halophyt und als Epiphyt. Dodonaea viscosa tritt in Java nur als Strandpflanze und, in einer mehr grossblüthigen Form, subalpin in den trockenen Hochgebirgsavannen Ost-Javas auf. Der Casuarina equisetifolia des Strandes entspricht auf Java die Casuarina Junghuhniana der gleichen subalpinen Savannen, in denen Dodonaea vorkommt. Von besonderem Interesse ist in dieser Hinsicht die Vegetation der Solfataren, wo auf durch Alaun und andere lösliche Salze imprägnirtem nassem Boden, in feuchter Luft, Pflanzen wachsen, die sonst nur als Epiphyten oder als alpine Xerophyten vorkommen. [2])

[1]) Vgl. darüber Lecoq l. c. Bd. V p. 475.

[2]) Vgl. Schimper IV. Näheres darüber in einer späteren Arbeit.

Dass die Strandgewächse in ihrer Structur, in ihren Lebensbedingungen, mit typischen Xerophyten ganz übereinstimmen, geht aus dem Vorhergehenden zur Genüge hervor. Damit haben wir aber diejenige Gruppe von Eigenthümlichkeiten auf ihre Ursachen zurückgeführt, welche sämmtliche Strandformationen beherrscht, den Habitus ihrer Glieder stets beeinflusst, wenn sie ihn nicht in erster Linie bedingt. Gemeinsame Eigenthümlichkeiten bieten wohl auch die Früchte, bezw. die Samen; dieselben sind aber weniger gleichmässig, für den physiognomischen Charakter der Formationen meist irrelevant, und werden daher erst im Zusammenhang mit der geographischen Verbreitung, welche durch diese Eigenschaften wesentlich beleuchtet wird, ihre Erläuterung finden.

II.

Die indo-malayischen Strandformationen.

In einem klassischen Werke über Java hat Junghuhn die Grundlage einer Formationslehre der indischen Küstenvegetation geliefert. Er unterscheidet die „Rhizophorawaldung“ an der Grenze von Land und Meer, im Bereich der Fluthbewegung, die „Nachbarsträucher der Rhizophora“, die dem Gebiete der halbsalzigen Küstensümpfe eigenthümlich sind, die „tropische Dünenflora“ oder Pflanzendecke des sandigen Strandbodens und der Dünen, endlich den Küstenwald des steinigen oder sandigen Bodens oberhalb der Fluthlinie. Bei jeder dieser Formationen werden die wichtigsten Arten erwähnt, physiognomisch geschildert, auch der Thierwelt gedacht.

Höchst befremdend ist es, dass spätere reisende Naturforscher beinahe nie dem Beispiel Junghuhn's gefolgt sind, sondern sich damit begnügt haben, ihre Specimina mit Localität und Datum, aber meist ohne Standortangabe zu versehen. Diese Gleichgültigkeit spiegelt sich in den Florenwerken wieder, aus welchen wir nie einen Einblick in die Factoren der Florenentwickelung gewinnen werden, da sämmtliche Angaben, die dazu Verwendung finden könnten, als nebensächlich ausgeschlossen sind. Die einzigen anderen auf unser Gebiet bezüglichen Angaben, welche auf sorgfältiger und gründlicher Untersuchung beruhen, befinden sich in S. Kurz' Vegetation of Pegu. Beiläufige Angaben, welche auf eine sehr

ähnliche Gliederung der Küstenvegetation innerhalb des indomalayischen Gebietes und zum Theil darüber hinaus schliessen lassen, befinden sich z. B. in den Challenger Reports, in Seemann's Flora von Viti, in Baron's Notiz über die Flora von Madagascar etc.

Ich unterscheide mit Junghuhn und S. Kurz vier Strandformationen, die ich der Bequemlichkeit halber, nach vorherrschenden Pflanzentypen, mit den Namen Mangrove, Nipaformation, Barringtoniaformation (Kurz' Beach jungle) und Pescapraeformation bezeichnen will.

1. Die Mangrove.

In allen feuchten tropischen Gebieten ist die Küste in Buchten und Flussmündungen, überhaupt da wo die Brandung nicht stark ist, seltener an mehr offenen Stellen, von einem Wald- oder Gebüschgürtel umsäumt, der sich ganz im Gebiet der Fluthbewegung befindet, derart, dass sein Substrat abwechselnd vom Meere bedeckt und trocken gelegt wird. Man bezeichnet diese Formation gewöhnlich als Mangrove. Charakteristischer nennen sie die Engländer „tidal forest", Fluthwald.

Zusammensetzung der Mangrove.

Welche Arten die indische Mangrove zusammensetzen, könnte zwar aus der Liste der indischen Strandflora überhaupt, die im nächsten Kapitel gegeben wird, ersehen werden. Nichtsdestoweniger scheint es mir zweckmässig, dieselben hier zusammenzustellen, und zwar mit Ausschluss der zweifelhaften Arten:

Rhizophoraceae.

Rhizophora mucronata Lam.
— conjugata L.
Ceriops Candolleana Arn.
— Roxburghiana Arn.
Kandelia Rheedii W. et A.

Bruguiera gymnorhiza Lamk.
— eriopetala W. et A.
— caryophylloides Blume.
— parviflora W. et A.

Combretaceae.

Lumnitzera racemosa Willd.
— coccinea W. et A.

Lythraceae.

Sonneratia apetala Ham.
— acida L. in verschiedenen Formen, die vielleicht als selbständige Arten gelten müssen.
— alba Smith.

Meliaceae.

Carapa moluccensis Lam.
— obovata Bl.

Myrsinaceae.

Aegiceras majus Gaertn.

Plumbaginaceae.

? Aegialitis annulata R. Br. [1])

Rubiaceae.

Scyphiphora hydrophyllacea. Gaertn.

Verbenaceae.

Avicennia officinalis L.
— var. alba Bl. sp.

Acanthaceae.

Acanthus ilicifolius L.

Palmae.

Nipa fruticans Wurmb.
Phoenix paludosa Roxb.

[1]) Die Zugehörigkeit dieser Art, die ich nicht selbst an den natürlichen Standorten beobachtet habe, zur Mangrove ist mir zweifelhaft. Warburg sagt, dass sie sandige Stellen mehr zu lieben scheint, als die anderen Mangrovesorten, und fand sie nicht mit letzteren untermischt.

Zufällige Bestandtheile der Mangrove sind Pemphis acidula (selten), Derris uliginosa, Excoecaria Agallocha (z. B. in Negombo) und einige andere Bäume und Sträucher, die die trockenen Stellen allein bewohnen.

Existenzbedingungen der Mangrovepflanzen.

Zur Zeit der Hochfluth, wenn der Boden der ganzen Formation gleichmässig von Wasser bedeckt erscheint, sieht es so aus, als ob die Existenzbedingungen für sämmtliche Arten die gleichen wären, und sie sind es in der That für diejenigen Organe, die stets oberhalb des Wasserspiegels verbleiben, vornehmlich die Laubblätter und die Blüthen. Für erstere gilt aber, was wir für die Halophyten überhaupt kennen gelernt haben, so dass wir sie hier unberücksichtigt lassen können.

Angehäuft sind dagegen die Eigenthümlichkeiten in den zur Fluthzeit unter Wasser befindlichen Theilen; dieselben stehen einerseits mit dem Modus der Befestigung, andererseits mit dem Gaswechsel in Zusammenhang.

Dass in einem wässerig-schlammigen Boden, im Gebiete der Brandung die Ansprüche an Befestigung anderer Natur sein werden als auf festem Substrat, liegt auf der Hand. Dieselben sind jedoch nicht innerhalb der ganzen Formation die gleichen, da an weniger seichten Küsten die äussersten Bäume dem Wellenschlag weit mehr ausgesetzt sind, als die inneren, und weil der Boden stets uneben ist. Mit diesen Unterschieden hängt der Modus der Vertheilung der Arten innerhalb der Formation zusammen.

Wurzeln der Mangrovegewächse.

Diejenigen unter den Mangrovebäumen, welche gegen Fluth und Wellenschlag siegreich kämpfend, am weitesten in das Meer vordringen, sind, in der neuen wie in der alten Welt, Arten von Rhizophora, und zwar im indischen Florenreiche Rhizophora mucronata.

Hiermit hängt eine höchst vollkommene Ausbildung des zur Befestigung dienenden Wurzelapparats (Taf. I u. III) zusammen.

Durch allerdings meist ungenaue Abbildungen allgemein bekannt ist das strahlige Gestell bogenartig gewölbter Wurzeln, welches den kurzen Stamm und die rundliche Krone der Rhizophorabäume trägt. Die Zweckmässigkeit des ganzen Bauwerks ist so einleuchtend, dass sie schon längst richtig erkannt wurde. Die Stelzwurzeln stellen ein vollkommenes Ankersystem dar, welches durch zahlreiche neue, aus den Zweigen entspringende Luftwurzeln, entsprechend der Zunahme der Krone, verstärkt wird.

Bemerkenswerth ist, dass dieses Wurzelgestell auf trockenem Substrat nicht zur Ausbildung kommt, wie ich bei Exemplaren von Rhizophora mucronata, die an höheren Stellen des Strandes auf der Insel Leiden wuchsen, feststellen konnte.

Das Wurzelgestell ist bei den übrigen Rhizophoreen, ausser vielleicht bei der mir nicht bekannten Kandelia Rheedii, schwach ausgebildet. Bei Bruguiera (Taf. II) werden nur wenige, gerade und kurze Stelzwurzeln erzeugt, welche nachträglich mit dem Stamme verwachsen und an dessen Basis flügelartige Fortsätze bilden, denjenigen ähnlich, die man bei so vielen Bäumen des Urwalds beobachtet. Kurze Stelzenwurzeln, denjenigen von Bruguiera ähnlich, sah ich auch auf Ceylon bei Excoecaria Agallocha.

Ein ähnliches Wurzelgestell, wie Rhizophora, aber in kleinem Maassstabe, zeigt merkwürdigerweise das einzige krautige Gewächs der indischen Mangrove, Acanthus ilicifolius, dessen distelartige Sprosse sich an ruhigen Stellen häufig aus nicht unbedeutender Tiefe erheben, ja, in der Lagune von Negombo auf Ceylon, die inselartigen Gruppen der Mangrove gürtelartig umsäumen. Die Stelzen sind jedoch weit weniger regelmässig geordnet, als bei den Rhizophoren.

Die übrigen Gewächse der Mangrove besitzen vorwiegend horizontale Wurzeln, von häufig ungeheurer Länge, die, wenigstens in den meisten Fällen, auf eine bestimmte, aber nicht für

jede Art gleiche Weise, aus dem Schlamm hervorragen. Am einfachsten verhält sich in dieser Hinsicht Carapa obovata, die ich auf Süd-Java häufig beobachtete. Ihre mit schlangenartigen Windungen kriechenden Wurzeln ragen mit ihrer oberen, beinahe messerartig scharfen Kante aus dem Schlamm hervor. Weit merkwürdiger verhalten sich die Arten von Bruguiera, sowie Lumnitzera coccinea. Ihre horizontalen Wurzeln biegen sich stellenweise knieartig, unter scharfem Winkel nach oben, über den Schlamm hervor. Diese höchst eigenartigen Bildungen erreichen bei Bruguiera gymnorhiza, wie auf unserer Tafel II ersichtlich, mächtige Dimensionen; sie sind bei Bruguiera caryophylloides, Br. parviflora und Lumnitzera coccinea weit kleiner, wenn auch nicht weniger merkwürdig. Bruguiera eriopetala habe ich an ihren natürlichen Standorten nicht beobachtet. Für die Befestigung am Substrat sorgen bei den Bruguiera-Arten und bei Lumn. coccinea zahlreiche Seitenwurzeln, die, von der Unterseite der Hauptäste entspringend, tief in das Substrat dringen und sich da in zahlreiche Wurzelfasern auflösen.

Die beiden Avicennia-Arten und Sonneratia acida verhalten sich einander sehr ähnlich. Sie erzeugen ungeheuer lange, kabelartige Wurzeln, die im Schlamme wenig tief und genau horizontal kriechend, nach oben spargelartig in die Luft ragende, nach unten vielverzweigte und reichlich mit Fasern versehene senkrechte Seitenäste bilden. Wesentlich das gleiche, aber in kleinerem Maassstabe, zeigt sich auch bei der Rhizophoree Ceriops candolleana. Spargelwurzeln werden ebenfalls, aber in geringerer Anzahl, bei Carapa moluccensis und Sonneratia alba erzeugt; bei letzterer Art sind sie weit kürzer und im Verhältniss dicker, als bei Sonneratia acida. In auffallender Weise zeigt sich demnach hier, wie in so vielen anderen Fällen der Anpassung an eine bestimmte Lebensweise, eine grosse Aehnlichkeit im Verhalten von Pflanzen aus ganz verschiedenen Familien, wie z. B. Ceriops, Sonneratia und Avicennia, während die Gattung Carapa das

Auftreten ungleicher Anpassungen bei nahe verwandten Arten zeigt.

Dass die Rolle der Spargelwurzeln, die, ausser für die genannten Arten, auch für die amerikanische Combretacee Laguncularia racemosa bekannt sind, wesentlich die gleiche sein wird, als diejenige der „Kniebildungen" bei den Bruguiera-Arten und bei Lumnitzera coccinea, den über den Schlamm sich erhebenden Kanten der Wurzeln von Carapa, ist schon a priori sehr wahrscheinlich und wird durch die anatomische Structur bestätigt, die überall in diesen Bildungen, sowie in den Stelzwurzeln der Rhizophoren, die Anwesenheit eines luftreichen peripheren Gewebes zeigt. Von Göbel wurde bereits den von ihm untersuchten Spargelwurzeln von Sonneratia acida und Avicennia officinalis die Function von Respirationsorganen zugeschrieben. Die Richtigkeit dieser Annahme, welcher sich auch H. Schenck auf Grund der Untersuchung von Sumpfpflanzen angeschlossen hat, wurde durch G. Karsten[1]) und Greshoff experimentell geprüft und bestätigt.

Die anatomische Structur der negativ-geotropischen Wurzeln von Mangrovegewächsen ist von Goebel für Avicennia officinalis und Sonneratia acida, von H. Schenck für Avicennia tomentosa und Laguncularia racemosa geschildert worden.

Nach den übereinstimmenden Angaben beider Autoren bestehen die Wurzeln von Avicennia (Taf. VI Fig. 1) aus einem markführenden axilen Strang, einer mächtigen, von grossen Lücken durchbrochenen primären Rinde, in deren Parenchym mehr oder weniger zahlreiche Zellen mit Verdickungsleisten zerstreut liegen, endlich aus einer dicken, auch den Vegetationspunkt überziehenden Korklage, die an dem in die Luft ragenden Theile der Wurzel von zahlreichen, grossen Lenticellen durchbrochen ist.

---

[1]) Vgl. Karsten l. c.

Laguncularia racemosa unterscheidet sich von Avicennia, wie H. Schenck zeigte, wesentlich dadurch, dass die Intercellularen sich im mächtig ausgebildeten secundären Bast in Form grosser, auf dem Querschnitt meist radial gestreckter Lücken entwickeln, während die dünn bleibende primäre Rinde früh abgeworfen wird. Aehnlich wie bei Avicennia sind auch hier an den in die Luft ragenden Theilen Lenticellen vorhanden.

Die negativ-geotropischen Wurzeln von Sonneratia acida verdanken, wie Goebel nachwies, ihre spindelförmige Gestalt dem Umstande, dass der im Schlamm verborgene Theil einen nur dünnen Holzcylinder besitzt, während derselbe weiter nach oben eine bedeutende Mächtigkeit erlangt. Umgekehrt verhält es sich mit der primären Rinde, welche nach oben zu an Dicke abnimmt. Diese Abnahme in der Mächtigkeit der primären Rinde entspricht einer solchen der in derselben, und nicht, wie bei Laguncularia, im Bast befindlichen Intercellularräume. Lenticellen werden nicht gebildet; dagegen ist der Kork weit dünner als bei Avicennia und löst sich in Form zarter Häutchen ab, die nur aus drei Zellschichten bestehen. Die Trennung wird durch die Bildung eines dünnwandigen, sehr lockeren Gewebes eingeleitet, das zwar ebenfalls phellogenen Ursprungs ist, aber aus nicht verkorkten und früh sich trennenden Zellen besteht.

Bei Sonneratia alba finde ich im Wesentlichen denselben anatomischen Bau der Luftwurzeln, wie bei S. acida. Der Hauptunterschied besteht darin, dass die Korklamellen aus einer grösseren Anzahl von Zellschichten bestehen. In Folge dessen wird der Kork nicht in Form kleiner hautartiger, sondern grösserer, dickerer Schuppen abgeworfen (Taf. IV Fig. 17). Ich habe es leider unterlassen, negativ-geotropische Wurzeln von Ceriops Candolleana und Carapa moluccensis mitzunehmen.

Der Bau der knieförmig erhabenen, in die Luft ragenden Strecken der sonst im Boden begrabenen Wurzeln einiger Mangrovebäume schliesst sich, nach meinen Untersuchungen an Brugui-

era caryophylloides und Lumnitzera coccinea, demjenigen der negativ-geotropischen Wurzeläste vollständig an.

Den wesentlich aus Markparenchym bestehenden axilen Strang finden wir bei Bruguiera caryophylloides, ähnlich wie bei Avicennia und Sonneratia, von einem mächtigen Mantel aus lückenreicher primärer Rinde umhüllt, dessen Dicke an den aus dem Boden hervorragenden Theilen weit geringer ist, als in den unterirdischen. Die Intercellularen entstehen gleichzeitig schizo- und lysigen in Form radialer Spalten, die die Peripherie nicht erreichen. Die diese Intercellularen begrenzenden Zellschichten sind mit ringförmigen verholzten Verdickungsleisten versehen, welche in der Ebene des Spaltes liegen und auf radialen Längsschnitten ein zierliches, zusammenhängendes Netz darstellen. Dieselben dienen offenbar der Befestigung des sonst sehr lockeren und zartwandigen Gewebes. Die Rinde des in die Luft ragenden Theils hat kleinere Intercellularen als der unterirdische und enthält einige Steinzellen, die dem letzteren fehlen.

Das Periderm besteht im Boden aus einer mehrschichtigen Lage verkorkter Zellen; in der Luft dagegen finden wir dieselbe Erscheinung wieder, wie bei Sonneratia alba, nämlich abwechselnde Bildung von Kork und parenchymatischem Trennungsgewebe durch das Phellogen, und in Folge dessen Abwerfen von Korkschuppen. Lenticellen sind nicht vorhanden.

Bei Lumnitzera coccinea wird hingegen, ähnlich wie bei Avicennia, der Verkehr mit der Atmosphäre durch grosse, dicht gedrängte Lenticellen unterhalten. Die Rinde ist weniger stark entwickelt und viel dichter gebaut, als bei den bisher besprochenen Arten, was wohl mit dem Umstande zusammenhängt, dass der Baum weniger sumpfige Stellen der Mangrove bewohnt.

Die flachen, beinahe messerartigen Wurzeln von Carapa obovata, die mit ihrer scharfen Kante aus dem Schlamm hervorragen, zeigen an letzterer ziemlich zahlreiche Lenticellen. Das organische Centrum des Holzkörpers befindet sich unten, in meinen

Exemplaren nur ca. 3—4 mm von der mässig dicken, ziemlich festen Rinde entfernt.

Trotz der grossen äusseren Ungleichheit finden wir im anatomischen Bau des Wurzelsystems der Rhizophora-Arten, den ich hauptsächlich bei Rh. Mangle untersuchte, im Wesentlichen die gleichen Anpassungen wieder, wie bei den Arten mit den negativ-geotropischen und den Kniewurzeln. Wie diese, zeigen die Stelzwurzeln von Rhizophora Mangle, nach ihrem Eindringen in den Boden, innerhalb und ausserhalb des letztern ungleiche Dicke und ungleichen inneren Bau. Der in der Luft befindliche Theil ist der dünnere; er verzweigt sich nur wenig und ist mit Lenticellen versehen. Beim Uebergang in den Boden findet eine rasche Zunahme der Dicke statt; die Lenticellen verschwinden und zahlreiche vielverästelte Nebenwurzeln treten auf.

Die grössere Dicke des im Boden verborgenen Theils ist, ähnlich wie bei den Kniewurzeln von Bruguiera etc., durch stärkere Entwickelung der primären Rinde bedingt; letztere besteht, wie in den Nebenwurzeln, deren Bau von Warming sehr eingehend geschildert und durch Abbildungen erläutert wurde, aus einem schwammigen parenchymatischen Gewebe, dessen Zellen zum grösseren Theile radial gestreckt sind und durch kurze seitliche Arme in tangentialer Richtung zusammenhängen; zwischen diesen Zellen befinden sich die Intercellularräume, die ebenfalls in radialer Richtung gestreckt sind und an Grösse den erwähnten Zellen gleichkommen. Ausser diesen sieht man, auf dem Querschnitte, einzeln oder zu zweien, selten zu mehreren vereinigt, kleine runde Lumina, die in axiler Richtung langgestreckten und reihenweise geordneten Zellen angehören. Diese Zellen zeigen sich auf dem Querschnitte stets von drei oder vier der radialen Zellen umgeben.

Die radial gestreckten Zellen sind zumeist mit ebenfalls radialgestellten Verdickungsleisten versehen, welche, ähnlich wie bei Bruguiera caryophylloides, nie an Intercellularräume, sondern

entweder auf einander oder auf die englumigen Zellen stossen. Diese entbehren der Leisten, sind aber ziemlich dickwandig.

Warming sieht in den Verdickungsleisten, in der Art ihrer Verkettung miteinander und mit den englumigen Zellen Vorrichtungen gegen seitlichen Druck. In Wirklichkeit lassen sich diese Wurzeln, ähnlich wie diejenigen von Brug. caryophylloides, ausserordentlich leicht eindrücken, sie nehmen aber, sobald der Druck aufhört, ihre frühere Form wieder an, wenn letzterer nicht allzustark gewesen. Diese bedeutende Elasticität ist offenbar dem System der Verdickungsleisten zuzuschreiben. Der axile Cylinder ist stark entwickelt (z. B. 7 mm Durchmesser in einer 2 cm dicken Wurzel), besteht aber wesentlich aus rundzelligem, lückigem Markparenchym; die Holz- und Bastkörper bilden nur, von dickwandigen Fasern umhüllt, einen schmalen peripherischen Ring.

Der aus dem Schlamm hervorragende Theil der Wurzel ist, wie bereits erwähnt, dünner als der im Boden befindliche; ähnlich wie bei den negativ-geotropischen Wurzeln ist seine Rinde schwächer, der Centralcylinder dagegen stärker ausgebildet; so finde ich z. B. in einem 16 mm dicken Wurzelstücke einen 9 mm dicken Centralcylinder.

Die Rinde ist im oberirdischen Theile von bedeutend engeren Intercellulargängen durchzogen, als im unterirdischen; in diese Intercellularräume ragen in grosser Zahl die stark verdickten, verzweigten Trichoblaste, die ebenfalls im Stamme massenhaft auftreten und von Warming eingehend geschildert und abgebildet worden sind.[1]) Im unterirdischen Theile der Wurzel fehlen diese Trichoblaste beinahe gänzlich. Das Rindenparenchym besteht im Gegensatz zu demjenigen des unterirdischen Theils aus ganz gleichartigen, rundlich-polyëdrischen Zellen ohne Verdickungsleisten. Die Holz- und Bastbündel sind weit stärker entwickelt; auch ist ihr Faserbelag von grösserer Mächtigkeit.

[1]) l. c. Taf. VII—VIII, Fig. 12.

Die dünnen Nebenwurzeln stimmen im anatomischen Bau mit dem unterirdischen Theile der Stützwurzeln überein, und sind von Warming richtig geschildert worden, während demselben der Unterschied zwischen dem unterirdischen und dem in der Luft befindlichen Theile der Wurzeln unbekannt geblieben zu sein scheint.

Es ist klar, dass der in der Luft befindliche Theil der Stelzen bei dem Gasaustausch die gleiche Rolle spielt, wie die negativ-geotropischen Wurzeläste von Avicennia, Sonneratia u. a., die knieartigen Stellen der Wurzeln von Bruguiera und Lumnitzera, die hervorragenden Kanten derjenigen von Carapa obovata. Wie bei Avicennia, vermitteln die Lenticellen den Gasaustausch mit der Atmosphäre, während die Intercellulargänge zur inneren Gascirculation dienen. Darin und in den vorhin erwähnten Vorrichtungen, welche die Elasticität im unterirdischen Theile erhöhen, sind Anpassungen an die äusseren Verhältnisse im anatomischen Bau der Wurzel offenbar anzuerkennen. Warming legt aber ein besonderes Gewicht auf die mächtige Entwickelung des Centralcylinders als biegungsfeste Construction. Wäre diese Structur für Rhizophora eigenthümlich, so würde man wohl Warming recht zu geben geneigt sein. Sie kommt aber auch den horizontal kriechenden und keineswegs als Stützen dienenden Wurzeln der Bruguiera-Arten zu. Stärkere Entwickelung des Holzes charakterisirt nicht bloss den freien Theil der Wurzeln von Rhizophora gegenüber dem im Boden befindlichen, sondern ebenfalls die in die Luft ragenden Wurzeln bezw. Wurzeltheile von Sonneratia, Avicennia, Bruguiera, die keine Stützwurzeln sind, und steht offenbar mit der Transpiration im Zusammenhang.

Structur und Entwickelung der Keimlinge.

Mehr oder weniger auffallende Anpassungen an die Lebensbedingungen in der Mangrove zeigt, wie für mehrere Fälle bereits seit langer Zeit bekannt, die Entwickelung des Keims. Obwohl mehrere Forscher sich dieser Erscheinungen schon angenommen

haben, so ist doch unsere Kenntniss derselben noch sehr unvollständig geblieben. Die folgende Darstellung berücksichtigt einige bis jetzt in dieser Hinsicht nicht untersuchte Fälle.

Bekanntlich sind mehrere Mangrovepflanzen durch Viviparie ausgezeichnet; es wäre aber ein Irrthum zu glauben, dass diese Eigenschaft allen in der Formation auftretenden Arten gemeinsam sei. Sie ist vielmehr auf die Rhizophoreen, auf Avicennia und Aegiceras beschränkt; anderslautende Angaben beruhen auf Irrthümern. So habe ich, entgegen der Angabe Miquel's,[1] Viviparie bei Carapa nie beobachtet, und die Angaben von Martius, dass Conocarpus erectus und Laguncularia racemosa lebendig gebärend seien, ist ebenso wenig zutreffend, oder bei letzterer doch ein seltener Ausnahmefall.[2] In den Früchten von Sonneratia, Carapa, Lumnitzera, Nipa, Scyphiphora vermag ich keine „Anpassung“ an die Existenzbedingungen in der Mangrove zu erkennen; dieselben zeigen dagegen Eigenthümlichkeiten, die für die Früchte von Littoralpflanzen überhaupt charakteristisch sind, und die im Kapitel über geographische Verbreitung zur Besprechung kommen sollen, da sie für dieselbe grosse Bedeutung besitzen.

Schon etwas mehr nähern sich den viviparen Arten Acanthus ilicifolius und die amerikanisch-afrikanische Laguncularia racemosa. Bei beiden ist nicht bloss, wie bei manchen andern Strandpflanzen, der Embryo gross, chlorophyllreich, sondern auch nur von einer lockeren Samenschale umgeben, und keimt bei letzterer Art ausnahmsweise auf dem Baum. Jedoch kann auch hier vielleicht noch nicht von Anpassung geredet werden. Die regelmässige Viviparie dagegen ist auch im einfachsten Falle (Aegiceras) als Anpassung zu betrachten, da sie bei Arten aus ganz verschiedenen Verwandt-

[1]) loc. cit. I. p. 546 „seminibus intra capsulam germinantibus“.

[2]) Dr. H. Schenck hat hie und da vivipare Samen bei Laguncularia gefunden.

schaftsgruppen, die nur in der Lebensweise übereinstimmen, auftritt, in anderen Formationen ein Ausnahmefall ist, und weil ihr Nutzen für die Lebensweise in der Mangrove ohne weiteres klar ist.

In Folge der Viviparie traten bei den meisten Arten, welche dieselbe erworben, noch andere Anpassungen auf, welche theils mit der Ernährung des Keimlings im Zusammenhang stehen, theils dessen Weiterentwickelung nach dem Herabfallen begünstigen.

Von solchen Complicationen ist bei Aegiceras noch nicht viel die Rede. Die Pflanze verdankt ihren Namen den hornartig gekrümmten Früchten, die im Gegensatz zu denjenigen der



Fig. 1. Aegiceras majus. Fruchtstand in natürl. Grösse.

anderen lebendiggebärenden Mangrovepflanzen erst auf dem Boden durch den weiter sich entwickelnden Keimling gesprengt werden. Innerhalb der ziemlich dünnen, aber zähen Fruchtschale[1]) liegt der dieselbe nahezu ausfüllende und entsprechend gestaltete grüne Keim, dessen Cotyledonarende haubenartig von der dünnen Samenschale überzogen ist. Von dieser Haube, welcher auch Ueberreste der Placenta mit den unbefruchteten Ovula anliegen,

[1]) Eine richtige Beschreibung der fertigen Frucht bei Goebel, Pflanzenbiolog. Schilder. p. 125 u. Taf. V Fig. 1—2.

verläuft in einer schmalen Rinne längs der ganzen concaven Seite des Keimlings, ein dünnes stielartiges Gebilde, welches direkt in den Fruchtboden übergeht und den verlängerten Basaltheil der Placenta darstellt. Ein derartiges nachträgliches Wachsen der Placenta ist mir von anderen Pflanzen nicht bekannt und ist offenbar durch das beträchtliche Längenwachsthum des Keimlings, dem er die Nährstoffe bringt, bedingt.

Ausser durch die eigenthümliche Gestalt ist der Keimling von gewöhnlichen Embryonen, namentlich durch die mächtige Entwickelung des hypocotylen Gliedes im Verhältniss zu den meist in Zwei-, zuweilen in Dreizahl vorhandenen Cotyledonen ausgezeichnet. Er besteht hauptsächlich aus stärke- und chlorophyllreichem Parenchym mit engen Intercellularen; Gefässe und Siebröhren sind englumig und spärlich.

Die Entwickelung des Samen und Keimes ist eine sehr einfache. Wie bei den übrigen Myrsineen trägt die centrale Placenta mehrere Ovula, von welchen, ähnlich wie bei den meisten Vertretern der Familie, nur eines befruchtet wird. Der Embryosack wird mit Endosperm ausgefüllt, und in diesem entwickelt sich in ganz normaler Weise der Embryo, an welchem schon früh die Bevorzugung des hypocotylen Glieds zum Vorschein kommt. Bald wird durch die Spitze des letztern die dünne Samenschale durchgerissen (Fig. 2e—g). Das Längenwachsthum des Keimes findet hauptsächlich unterhalb der Cotyledonen, in dem von der Samen



Fig. 2. Aegiceras majus. Entwickelung des Samen. *a* Junge Frucht; *b*, *c*, *d* Heranwachsender, noch ringsum geschlossener Samen; *e* Hervorbrechen des Keims aus dem Samen; *f* Nahezu reife Frucht, nach Entfernung der Schale; der Same ist an der drahtförmigen Placenta befestigt; *g* Fertiger Zustand. (Vergrösserung $^3/_2$.)

schale überzogenen Theile statt. Das Wachsthum der Fruchtschale hält mit demjenigen des Keims ungefähr gleichen Schritt.

Die Viviparie zeigt sich bei Bruguiera schon weiter vorgeschritten als bei Aegiceras, indem nicht bloss die Samen-, sondern auch die Fruchtschale von dem Keime durchbrochen wird; der grösste Theil des letzteren befindet sich schon auf frühen Stadien in der freien Luft. Im Uebrigen bieten die Bruguiera-Arten noch nicht sehr complicirte Verhältnisse dar.

Da Goebel die Entwickelungsgeschichte des Keimes für Bruguiera gymnorhiza, einer Art der Section Mangium, geschildert hat, wählen wir für unsere Darstellung einen Vertreter der Section Kanilia, die kleinfrüchtige, habituell von der erwähnten Art ganz abweichende Brug. caryophylloides (Taf. V Fig. 5). Der Fruchtknoten ist unterständig, zweifächerig, enthält in jedem Fache, an der Scheidewand befestigt, zwei Ovula, wovon aber, wie bei allen Bruguiera-Arten, nur eins befruchtet wird.

Nach der Befruchtung findet eine Zunahme des Fruchtknotens statt, namentlich in der Querrichtung, so dass seine Gestalt von der trichterförmigen in die glockenförmige übergeht. Die strahlenartigen Kelchblätter des Randes persistiren. Der junge Samen zeigt ein entsprechendes Wachsthum, so dass er die Fruchthöhlung stets vollständig ausfüllt.

Die Vorgänge im Embryosack zeigen zunächst nichts abnormes. Das Endosperm enthält in seiner Peripherie zahlreiche, denjenigen des Inulin ähnliche Sphaerokrystalle. Der Keim entwickelt hier, soweit meine Beobachtungen reichen, stets drei an der Basis verwachsene Cotyledonen, im Gegensatz zu Brug. gymnorhiza, wo deren vier, und zu Brug. parviflora, wo deren zwei vorhanden sind.

Das Wachsthum des Keimes (Fig. 3) ist zunächst beinahe ganz auf die Cotyledonen beschränkt; dieselben füllen schliesslich den Embryosack nahezu vollständig aus. Vom Endospermkörper ist dann nur noch ein axiler Strang sichtbar, der zwischen den Coty-

ledonen eingekeilt ist. Während des Heranwachsens des Keims findet eine bedeutende Zunahme der Sphaerokrystalle im Endosperm und in der Samenschale, jedoch nur in der Nähe der Cotyledonen statt. Auch in letzteren zeigen sie sich, jedoch nur vereinzelt. Ist auch der axile Endospermstrang sammt seinen Sphaerokrystallen bis auf spärliche Ueberreste verschwunden, so hört das Wachsthum der Cotyledonen auf, während das hypocotyle Glied, das bis jetzt eine winzige Spitze darstellte, schnell an Länge und Dicke zunimmt (Fig. 3 b), die Samenschale durchbricht, das schwammige Gewebe des Pericaps durchwächst und ins Freie gelangt. Das Wachsthum findet hier, wie bei den übrigen Rhizophoreen und bei Aegiceras, vornehmlich dicht unterhalb der Cotyledonen statt.

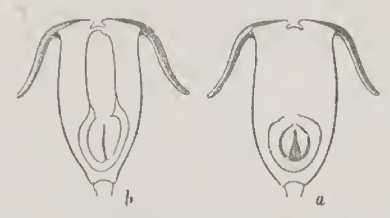
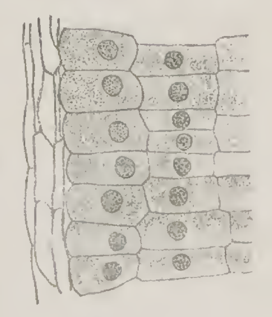


Fig. 3. Bruguiera caryophylloides, Entwickelung des Keims. *a* Jüngerer, *b* Aelterer Zustand. (Vergr. $^2/_1$.)

Die Cotyledonen sind es, welche die zur Entwickelung des Keims nöthigen Nährstoffe aus der Mutterpflanze entnehmen, und zwar durch Vermittelung ihrer der Samenschale dicht anliegenden Dorsalfläche. Die Zellen an derselben sind im Gegensatz zu denjenigen der Ventralseite radialgestreckt, mit sehr dichtem plasmatischen Inhalt und grossem Zellkern versehen; sie haben überhaupt die Eigenthümlichkeiten, die sonst den Zellen von Drüsen, z. B. Kalkdrüsen, vielen Nektarien zukommen. Es ist wohl möglich, dass hier Ausscheidung eines Ferments stattfindet. Die Ventralflächen der Cotyledonen liegen dicht einander an, so dass eine Aufnahme von Stoffen durch dieselben ausgeschlossen erscheint. Die Zellen ihrer Epidermis bieten auch


Fig. 4. Bruguiera caryophylloides. Gewebestück aus der Dorsalseite eines Cotyledon.

nichts beachtenswerthes; sie sind polyëdrisch mit wässerigem Inhalt.

Ausser den Stoffen, die er von der Pflanze erhält, ernährt sich der Keim wohl auch durch die eigene assimilatorische Thätigkeit, die jedoch nicht sehr ergiebig sein kann, da Spaltöffnungen fehlen und die Cuticula sehr dick ist.

Die Keimlinge (Taf. V Fig. 5) werden bei dieser Art 6 bis 10 cm lang bei 6—7 mm Dicke, cylindrisch, glatt, von blassgrüner Farbe. Die Mitte ist von einem rundzelligen, stärkereichen Markcylinder eingenommen, der von einem schmalen primären Gefässbündelring umgeben ist. Die Rinde ist von stärkereichem Parenchym mit grossen Intercellularräumen gebildet, mit Ausnahme einiger subepidermalen Schichten, die aus stark verdickten, collenchymartigen, stärkefreien Zellen bestehen. Die Epidermis besitzt, wie schon erwähnt, eine sehr dicke Cuticula.

Bruguiera parviflora, die mit B. caryophylloides und der ungenau bekannten, wahrscheinlich nur eine Varietät der letzteren darstellenden B. malabarica die Untergattung Kanilia bildet, besitzt im Gegensatz zu B. caryophylloides einen dreifächerigen Fruchtknoten mit im Ganzen sechs Ovula. Der Keim hat nur zwei an der Basis verwachsene Cotyledonen, verhält sich aber sonst in seiner Entwickelung demjenigen der erwähnten Art ähnlich. Er ist jedoch im fertigen Zustande (Taf. V Fig. 4) bedeutend länger, nämlich bis 25 cm lang, im Mittelstück etwa 5 mm dick, am unteren Ende manchmal schwach keulenförmig verdickt, mit dunkelgrüner, runzeliger Oberfläche. Der einzige erwähnenswerthe Unterschied im anatomischen Bau des fertigen Keimes B. caryophylloides gegenüber ist, dass das subepidermale stärkefreie Gewebe nur schwach entwickelt ist.

Bruguiera gymnorhiza und B. eriopetala, die die Untergattung Mangium bilden, unterscheiden sich von den Kanilia-Arten u. a. wesentlich durch die viel bedeutendere Grösse der Blüthe, der Frucht und des Keimlings. Die Keimentwickelung,

die, wie schon erwähnt, für die erstere Art bereits von Göbel geschildert wurde, stimmt mit derjenigen von B. caryophylloides in der Hauptsache überein. Es sind aber hier vier an der Basis auf eine kurze Strecke verwachsene Cotyledonen vorhanden, und dieselben füllen den Innenraum des Samen weniger aus, verdrängen das Endosperm weniger schnell, als bei Kanilia.

Bruguiera gymnorhiza (Taf. V Fig. 1) fand ich stets mit dicken, braunroth gefärbten Keimen von mehr oder weniger deutlicher, jedoch nie ausgeprägter keulenförmiger Gestalt, mit stumpf gerippter Oberfläche; der Durchmesser beträgt an der dicksten Stelle bis gegen 2 cm, während die Länge zuweilen 20 cm übertrifft, jedoch wohl meist geringer bleibt. Bruguiera eriopetala habe ich lebend nur im Garten zu Buitenzorg gesehen, wo sie in mehreren Exemplaren cultivirt wird. Ihre Keimlinge sind bei ähnlicher Dicke weit kürzer als bei B. gymnorhiza (6—7 cm), von spindelförmiger oder beinahe eiförmiger Gestalt (Taf. V Fig. 2).

Die Entwickelungsgeschichte des Keimes ist bei der Gattung Rhizophora wesentlich complicirter, als bei Bruguiera. Sie ist zuerst von Warming für Rh. Mangle, später von Goebel für Rh. conjugata [1]) dargestellt worden. Ich wähle daher für die folgende Schilderung die dritte und letzte, durch die ungeheure Grösse ihrer Keime ausgezeichnete Art der Gattung, Rhiz. mucronata, und zwar eine kleinblüthige Varietät (var. stylosa), die auf den Inseln des Javameers vorkommt.

Wie nicht anders zu erwarten, verhält sich die Embryobildung von Rhiz. mucronata derjenigen der beiden bereits in dieser Hinsicht geschilderten Arten sehr ähnlich. Der Embryosack wird, nach der Befruchtung, mit Endosperm ausgefüllt, welches nicht im Embryosack eingeschlossen bleibt, sondern aus der inzwischen bedeutend breiter gewordenen Mikropyle zapfenartig hervorragt. Zunächst ganz im Endosperm eingeschlossen,

[1]) Von Goebel (I) als Rh. mucronata bezeichnet. Dass er Rh. conjugata vor sich hatte, geht aus seiner Fig. 8 Taf. V mit Sicherheit hervor.

tritt der Embryo, dessen Plumula innerhalb eines einzigen Cotyledon verborgen liegt, mit dem Wurzelende bald aus demselben hervor. Dieses Cotyledon ist wohl, wie Goebel es annimmt, auf die Verwachsung von zwei oder vier Blättern zurückzuführen und ist, wie bei Rhiz. conjugata, häufig vom Gipfel bis zur Plumula von einem schmalen axilen Spalt durchzogen; in anderen Fällen ist der Spalt nur sehr kurz.

Das hier, wie bei Bruguiera, zunächst kleine hypocotyle Glied nimmt nach einiger Zeit schnell an Länge zu, wächst aus der Mikropyle sammt dem Endospermzapfen hervor, dringt in die weiche, schwammige Gewebesäule ein, welche den Gipfeltheil der Frucht durchzieht, und ragt endlich als zunächst dünne, grüne Spitze aus der braunen, rauhen Oberfläche der letzteren hervor.



Fig. 5. Rhizophora mucronata. *a* Junger Same, mit bereits weitgeöffneter Mikropyle; *b* Aelterer Zustand; aus dem zapfenförmigen Endospermgipfel ragt die Spitze des Hypocotyls hervor; *c* Junger Keim mit dem hantelförmigen Cotyledonarkörper. (Vergr. $^2/_1$.)

Das Wachsthum des Keims nach dem Durchbrechen der Frucht kommt zwar hauptsächlich dem hypocotylen Gliede zu Gute, das hier am Baume häufig über 60 cm lang wird (Taf. V Fig. 7—8); aber auch der Cotyledonarkörper zeigt bedeutende Zunahme und eine auffallende Differenzirung, wie es unsere Textfigur 6 zeigt, wo derselbe für die typische Rhizophora mucronata (von Priok bei Batavia) in natürlicher Grösse dargestellt ist. Das obere kegelförmige Ende allein ist noch in der Samenschale eingeschlossen und stellt ein Saugorgan dar; seine Oberfläche ist, wie bei Bruguiera, von mehreren Schichten zartwandiger, prismatischer Zellen eingenommen, deren äusserste papillenartig hervorragen. In geringer Entfernung dieses Aufnahmegewebes verläuft ein Kranz von Gefässbündeln, die dünne Auszweigungen in dasselbe senden, welche wohl

bei der Ableitung mit thätig sind. Von Interesse ist in diesen Gefässbündeln die starke Entwickelung des Siebtheils, im Gegensatz zum Gefässtheil, der nur aus wenigen und engen Gefässen besteht. Die Mitte des Cotyledonarkörpers ist von rundzelligem Parenchym mit vorwiegend wässerigem Inhalt eingenommen.



Fig. 6. Rhizophora mucronata. Cotyledonarkörper in natürl. Grösse.

Die „drüsige“ Structur der Oberfläche ist auf den Zapfen beschränkt. Der erbreiterte Theil unterhalb desselben dient offenbar dazu, das Herunterrutschen des schweren Keims zu verhindern, während der stielförmige Basaltheil, der kragenartig aus der Fruchtschale hervorragt, als schützende Scheide für die Plumula dient.

Rhizophora conjugata hat bedeutend kürzere, mehr ausgesprochen keulenförmige Keimlinge (Taf. V Fig. 3). Das hypocotyle Glied des „reifen“ Keimlings ist denjenigen der Bruguiera-Arten gegenüber bei den Rhizophoreen durch ausserordentlichen Reichthum an sklerotischen Elementen ausgezeichnet. Aus der Bruchfläche ragen dicht gedrängte, kurze Borsten hervor, die Spitzen sternartig verzweigter, in die Intercellularräume ragender Steinzellen, die Warming unter dem Namen „Trichoblaste“ für Rhiz. Mangle eingehend geschildert und abgebildet hat. Ausserdem befinden sich an der Peripherie, regelmässig kranzartig geordnet, rundliche Nester gewöhnlicher Steinzellen. Im Uebrigen ist die Structur des hypocotylen Glieds derjenigen der Bruguiera-Arten ähnlich; bei Rhizophora sind jedoch die Intercellularen hauptsächlich im Mark entwickelt, während sich Bruguiera gerade umgekehrt verhält.

Ceriops Candolleana schliesst sich in ihrer Embryobildung in den Hauptpunkten Rhizophora an. Von den sechs Ovula

des dreifächerigen Fruchtknotens kommt, wie bei den übrigen Rhizophoreen, nur eines zur Weiterentwickelung, während die übrigen zu braunen Körnchen zusammenschrumpfen, die noch in der reifen Frucht wohl erhalten sind. Der in dem farblosen, einige Sphaerokrystalle führenden Endosperm eingebettete Embryo zeigt eine deutliche Gliederung in ein helles nach der Mikropyle gerichtetes Hypocotyl und einen elliptischen, im Alcoholmaterial längsfaltigen Körper mit sehr dichtem Inhalt, an welchem differenzirte Cotyledonen nicht vorhanden sind. Schon früh tritt das Endosperm aus der erweiterten Mikropyle hervor und überzieht als weiche, schwammige Masse beinahe die ganze Oberfläche des Samen sowie die Basis des hypocotylen Gliedes.

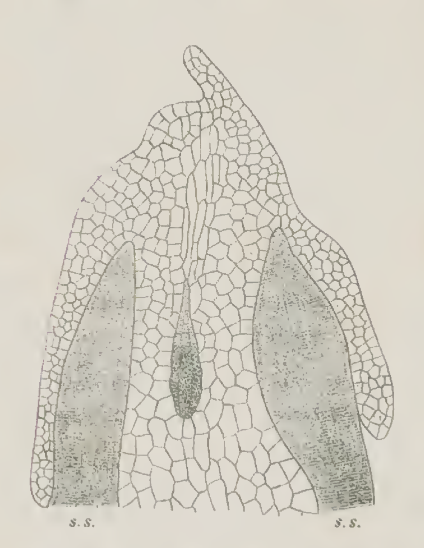


Fig. 7. Ceriops Candolleana. Junger Same mit dem aus demselben hervorragenden Endospermkörper und dem jungen Embryo.

Der fertige Keim zeigt eine ähnliche Gliederung wie bei den Arten von Rhizophora. Die Embryonen fallen aus den kleinen, im Uebrigen denjenigen der Rhizophoren ähnlichen Früchten meist erst dann heraus, wenn ihr hypocotyles Glied ca. 30 cm Länge erreicht hat.

Der Cotyledonarkörper ist kopfförmig, nach unten halsartig verschmälert, in seinem oberen von der Samenschale überzogenen Theil in ähnlicher Weise als Saugorgan ausgebildet wie bei den Rhizophora-Arten. Ebenfalls wie bei diesen ist ein axiler Längsspalt vorhanden.

Das hypocotyle Glied (Taf. V Fig. 6) ist ausgesprochen keulenförmig gestaltet, der Länge nach stark gerippt, warzig. Der wichtigste Unterschied in seinem feineren Bau, Rhizophora

gegenüber, ist das Fehlen der Trichoblaste, wie überhaupt aller sklerotischen Elemente; es besteht aus stärkereichem, lückigem Parenchym mit in demselben zerstreuten, etwas stärker verdickten, getüpfelten Zellen und einem schwach ausgebildeten primären Gefässbündelkreis. Auffallend ist die enorme Dicke der Aussenwand der Epidermis.

Ceriops Roxburghiana ist mit C. Candolleana ganz nahe verwandt und wird schwerlich Abweichendes bieten.

Kandelia Rheedii endlich, die letzte der zu der Mangrove gehörigen Rhizophoraceen, habe ich im lebenden Zustande nicht gesehen. Sie schliesst sich, ähnlich wie Ceriops, mehr Rhizophora als Bruguiera an und hat wie die ersteren einen ungegliederten Cotyledonarkörper.

Verhalten der Keimlinge beim Herabfallen und nach demselben. Das Verhalten der Keimlinge beim Herabfallen und nach demselben bietet bei Bruguiera und Rhizophora Unterschiede. Ceriops habe ich nur unvollkommen in dieser Hinsicht untersuchen können.

Der Keim fällt bei B. gymnorhiza, wo er an der Basis ganz schwach keulenartig verdickt ist, meist senkrecht nach unten. Zur Ebbezeit dringt er hinreichend tief in den Schlamm, um gegen die zurückkehrende Fluth in vielen Fällen Stand zu halten. Ist dagegen der Boden tief unter Wasser, so gelangt der Keim vielfach nicht bis zu demselben sondern schnellt wieder zur Oberfläche empor, um in vielen Fällen von dem sich zurückziehenden Meere mitgeschleppt zu werden. Bei den übrigen Arten, wo der basale Theil nicht oder kaum dicker ist als der obere, fallen die Keimlinge, bei ruhiger Luft, dennoch, entsprechend ihrer Stellung, senkrecht nach unten; da sie aber hauptsächlich bei windigem Wetter heruntergeschüttelt werden, findet man sie häufig, namentlich bei B. parviflora, horizontal liegend oder sogar mit dem Plumulaende im Schlamme steckend.

Der Nutzen einer basalen Verdickung, wie sie bei Rhi-

zophora und Ceriops stark ausgeprägt ist, ist in solchen Fällen ganz evident. In wiefern dagegen die sonstigen auffallenden Gestalt- und Grössenunterschiede der Keimlinge bei den verschiedenen Arten auf Anpassung oder auf Correlation beruhen, muss ich dahingestellt lassen. Die beiden Arten der Untergattung Kanilia, deren Keime sehr ungleich lang sind, fand ich häufig zusammen wachsend.

Die Keulenform des Keimlings ist bei allen drei Arten von Rhizophora, jedoch hauptsächlich bei Rh. conjugata (Taf. V Fig. 3) ausgeprägt.

Rh. mucronata hat von allen drei Arten bei weitem die längsten Keimlinge (Taf. V Fig. 8), was damit zusammenhängen dürfte, dass sie viel weiter in das Meer hinaus geht, bezw. tiefere Stellen der Lagunen bewohnt, als Rh. conjugata. Ihr Keimling dringt, auch wenn der Boden von Wasser bedeckt bleibt, da er von nicht unbeträchtlicher Höhe herunterfällt und ein bedeutendes Gewicht besitzt, in das Substrat ein und entwickelt sich auch weiter, wenn seine Knospe sich nur einen Theil des Tages über dem Wasserniveau befindet. So geschah es manchmal bei meinen Canoefahrten auf dem Kindersee, dass ich zur Fluthzeit über einem submersen Bestand junger Pflanzen von Rhizophora mucronata fuhr, deren Kronen zur Ebbezeit aus dem Wasser hervorragten. In solchen Standorten würden die kleinen Keimlinge von Rhiz. conjugata den Boden wahrscheinlich nicht erreichen, sondern vorher an die Oberfläche zurückschnellen, und wenn ersteres ihnen auch gelänge, so würden sie auch zur Ebbezeit unter Wasser bleiben, wobei eine Weiterentwickelung unmöglich wäre. Dank ihren langen Keimlingen ist Rhiz. mucronata der erste Ansiedler; sie bereitet den Boden für die anderen Arten. Auch Rhiz. Mangle, deren Keimlinge ebenfalls weit kürzer sind (Taf. V Fig. 10), habe ich nie so weit ins Meer vordringen sehen, als Rhiz. mucronata im Kindersee oder auf den Korallenriffen des Javameers es thut.

Das Herabfallen des Keimlings beruht bei Rhizophora und

Ceriops auf der Trennung des hypocotylen Gliedes sammt der Plumula vom Cotyledonarkörper; die Frucht verbleibt am Baume, wo sie allmählich vertrocknet. Bei Bruguiera dagegen fällt der Keimling noch im Zusammenhang mit der Frucht, die sich entweder direkt unter dem unterständigen Fruchtknoten, wie bei Brug. gymnorhiza und eriopetala, oder ungefähr in der Mitte des Pedicells, wie bei Brug. parviflora, ablöst. Bei den beiden zuerst genannten Arten, sowie bei Brug. caryophylloides, ist der Zusammenhang zwischen dem Keimling und der sie hutartig überragenden glockenförmigen Frucht ein sehr loser; die Trennung findet alsbald statt. Bei Brug. parviflora dagegen verbleibt die Frucht über der Plumula und wird von derselben durchbrochen. Noch lange sind hier unterhalb des Blattsprosses die vertrockneten, schwarzen Ueberreste der Frucht sichtbar, die hier offenbar zum Schutze der Knospe dient (Taf. V Fig. 11).

Bei allen Bruguiera-Arten wird unter normalen Verhältnissen eine Hauptwurzel gebildet (Taf. V Fig. 10 u. 11), die senkrecht in den Boden dringt; zuweilen geschieht es jedoch, dass das basale Ende des Keimlings verletzt wird, und dann findet oberhalb der abgestorbenen Stelle die Bildung von zwei oder drei Seitenwurzeln statt, die nahezu senkrecht nach unten wachsen.

Bei Rhizophora geht, im Gegensatz zu Bruguiera, das Wurzelende stets zu Grunde, jedoch nicht wie es Warming hypothetisch annimmt, indem es abgebissen wird, sondern spontan. Oberhalb des abgestorbenen und bald abfallenden Endes bildet sich ein Kranz von Seitenwurzeln (Taf. V Fig. 9), die mehr oder weniger im Boden verborgen bleiben; später entstehen in grösserer Höhe neue Seitenwurzeln aus dem Stamme, und der gleiche Vorgang wiederholt sich, in steigender Höhe, mehrere Male. Da die Stammbasis und die ältesten Wurzeln bald absterben und verfaulen,[1]) so wird bald der Baum von seinen Stelzen in der Luft getragen, ähnlich etwa wie eine Spinne von ihren Beinen.

[1]) Beruht allerdings nicht auf direkter Beobachtung, kann aber keinem

Die Rhizophora-Arten weichen, nach dem Gesagten, auf allen Stadien der Entwickelung ihres Keimes, von der eigenthümlichen Bildung des Cotyledonarkörpers bis zu der Bewurzelung des herabgefallenen Keimlings und der Entwickelung desselben zum Baum, mehr von ihren nicht die Mangrove bewohnenden Verwandten ab, als die Arten von Bruguiera, die auf einer tieferen Stufe der Anpassung geblieben sind und auch eine von terrestrischen Pflanzen weniger abweichende Lebensweise als die Rhizophoren führen.

Einen hohen Grad von Complication zeigt die Embryoentwickelung bei Avicennia, die bereits von St. Hilaire und Griffith untersucht, aber erst durch Treub für Av. officinalis klargelegt wurde. Hier tritt der Endospermkörper sammt dem in demselben eingebetteten Keim vollständig aus der Mikropyle heraus in die Fruchthöhle, mit Ausnahme einer ungeheuer grossen, viel verzweigten Zelle, welche Treub als „cellule cotyloïde“ bezeichnet, welche die Gewebe des Ovulum und der Placenta nach allen Richtungen durchwuchert und die in denselben aufgespeicherten Nährstoffe dem freien Endospermkörper zuführt. Auf späteren Stadien wird letzterer durch den Keim durchbrochen und bildet nur noch eine Art Tasche um die Basis des hypocotylen Gliedes. Interessant ist, dass hier, wie bei den Rhizophoraceen, Sphaerokrystalle reichlich im Endosperm enthalten sind.

Bei den amerikanischen Avicennia tomentosa (Taf. VI Fig. 4—8) und Av. nitida springt wohl die Frucht, in der Regel wenigstens, schon auf dem Baume auf; der Keimling fällt aber nicht aus derselben heraus. Beide bleiben vielmehr noch längere Zeit verbunden und werden in solchem Zustande häufig noch vom Meere ausgeworfen; ein Abstreifen der Schale tritt erst bei der

Zweifel unterliegen, da sich sonst nicht erklären lässt, warum der Stamm später nicht mehr bis zum Boden reicht. Ein Emporschieben durch nachträgliches Längenwachsthum oder Streckung, wie es Peschuel-Lösche annimmt, ist, wie die anatomische Untersuchung zeigt, ausgeschlossen.

Keimung ein. Der Keimling besitzt zwei fleischige, ungleich grosse, gefaltete, in einander geschachtelte Cotyledonen und ein gekrümmtes, nahezu seiner ganzen Länge nach mit langen und steifen, nach oben gerichteten Haaren versehenes hypocotyles Glied. Fällt die Frucht in den Schlamm, so streckt sich alsbald das hypocotyle Glied und wird im Substrat durch die nach oben gerichteten steifen Haare festgeankert. Die Seitenwurzeln sind wenig zahlreich und zeigen ein langsames Wachsthum.

Bei Avicennia officinalis (Taf. VI, Fig. 2—3) springt die Fruchtschale erst im Wasser auf, wird aber alsbald abgestreift, so dass die nackten Keimlinge herumschwimmen und manchmal vom Meere ausgeworfen werden. Das hypocotyle Glied ist kürzer als bei Av. tomentosa und nitida; die Behaarung ist bald mehr bald weniger entwickelt, reicht aber nie so weit hinauf, als bei Av. tomentosa; bei einzelnen Formen fand ich nur den kurzen verbreiterten Basaltheil mit Haaren versehen. Letztere stellen einfache Zellreihen dar und sind entweder gerade, wie bei Av. tomentosa und nitida, so bei einer von mir bei Pasoeroean in Ost-Java gesammelten Form, bald sind sie, wie sie G. Karsten beschreibt und abbildet, an der Spitze stärker verdickt und hakenförmig gekrümmt, so an der bei Priok häufigsten Form. Die Seitenwurzeln sind schon in der Frucht als Höcker wohl erkennbar und wachsen schneller als bei Av. tomentosa, so dass sie bei der Befestigung am Substrat eine grössere Rolle als bei dieser spielen, wo hingegen die Haare weit reichlicher sind.

Physiognomie der indischen Mangrove (Taf. I—II).

An freien Küsten stellt die Mangrove einen frisch grünen Saum dar, der meist weder auf der Aussen- noch auf der Innenseite scharf abgegrenzt erscheint. Einzelne Vorposten von Rhizophora mucronata ragen, winzigen Inseln gleich, in mehr oder weniger grosser Entfernung vom Hauptbestand aus dem Meere hervor. auch zur Ebbezeit mit ihrem Gestell unter Wasser blei-

bend. Hinter dem glänzend grünen Gürtel der Rhizophoreen erblickt man das graue Laub der Avicennien, das mattfarbige der Sonneratia acida, häufig überragt von den schirmförmigen Kronen der Bruguiera gymnorhiza. Weiter landeinwärts bezeichnen die Wipfel der Cocospalmen die äussere Grenze der Cultur. An mehr geschützten Stellen, in Lagunen, treten sämmtliche Arten bis zum Rande, kämpfen daselbst um den Raum, wie am Kindersee in Süd-Java, von dessen Mangrove nachher eine eingehendere Schilderung gegeben werden soll.

Die Breite des Mangrovesaumes ist sehr wechselnd. Zuweilen sieht man vom inneren Rande aus, zwischen dem Wurzelgewirr, das freie Meer, während man in anderen Fällen Gefahr läuft, sich im Sumpfwald hoffnungslos zu verlieren, was, in Amerika wenigstens, thatsächlich manchmal geschehen sein soll.

Im Inneren der Formation ist das Bild natürlich, je nach dem Meeresstande, wechselnd. Zur Fluthzeit blickt man über einen missfarbigen Wasserspiegel, zur Ebbezeit auf eine dunkelgraue bis blauschwarze Schlammfläche, in welcher grössere oder kleinere Tümpel noch mit Wasser gefüllt sind. Die letzteren oder, wo sie wahre Teiche darstellen, ihre Ränder gehören den beiden Arten von Rhizophora an, zwischen deren Stelzen, und wie diese von Schlamm überzogen, zahlreiche Keimlinge in allen Stadien der Entwickelung sich erheben. Neben den Rhizophora-Arten bildet manchmal, z. B. bei Singapore, Avicennia officinalis, an anderen Orten, z. B. bei Pasoeroean in Ost-Java, Sonneratia acida den Hauptbestandtheil der Mangrove. In beiden Fällen ist der Boden dann dicht bedeckt von einem Rasen von Spargelwurzeln. Man wundert sich häufig, in einem weiten Bestande von Sonneratia Wurzeln von Avicennia zu finden, die zu einem weit entfernten, einzelstehenden Baume gehörend, von der ungeheuren Länge der Hauptäste ein Zeugniss bringen. Einzeln oder zu kleinen Beständen vereinigt, erhebt sich zwischen der Avicennia als rundlicher Busch oder hoher Baum, mit massivem

Stamme und schirmförmiger Krone, Bruguiera gymnorhiza (Taf. II), durch ihren Wuchs, ihr glänzendes Laub, ihre rothen Blüthen und Keime die grösste Zierde der Mangrove. Als kleiner leicht belaubter Baum, mit ovaler Krone, einer Birke nicht unähnlich, tritt Bruguiera parviflora nur vereinzelt auf; ähnlich verhält sich die meist noch kleinere Bruguiera caryophylloides. In der Umgebung der Bruguiera-Arten ragen aus dem Boden die eigenartigen Kniebildungen (Taf. II) der wie bei Avicennia und Sonneratia wenig tief im Boden kriechenden Wurzeln. Baumartig sind auch die Arten von Carapa, die dank ihren grossen Früchten zu den auffallendsten, wenn auch nicht den häufigsten Bestandtheilen der Mangrove gehören.

Zwischen den erwähnten Bäumen ist das strauchige, von weissen Blüthendolden geschmückte Aegiceras majus eine häufige, die etwas stattlichere Ceriops Candolleana eine seltenere Erscheinung. Die kurzstämmige, meist gesellig wachsende Nipa fruticans ist in der eigentlichen Mangrove nicht häufig; sie bildet merkwürdigerweise einen Saum an einzelnen Stellen des Aussenrandes der Mangrove des Kindersees in Süd-Java.

Die krautartige Vegetation ist auf das gelegentliche Vorkommen des distelartigen Acanthus ilicifolius beschränkt, der bald, die Rhizophoren nachahmend, aus seichten Tümpeln auf seinen kleinen Stelzen sich erhebt, bald ein niederes Gestrüpp zwischen den Avicennien oder Sonneratien bildet.

Ein Loranthus ist auf den Mangrovebäumen Javas eine häufige Erscheinung; die eigentliche epiphytische Vegetation tritt dagegen stark zurück, oder ist auf die Gipfel der höchsten Bäume, wie z. B. vogelnestartige Farne auf Java, oder auf die hinteren, vor Brandung und Seewind geschützten Bäume beschränkt. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass der Salzüberzug der Rinde es ist, der einer Ansiedelung von Epiphyten auf den Stämmen der äusseren Mangrovebäume sowie anderer auf dem Strande wachsender Bäume (vergl. u. Barringtoniaformation)

hindernd entgegentritt. Die Epiphyten befinden sich schon ohne Salz unter erschwerten Transpirationsbedingungen; zudem sind die Orchideen, wie wir später sehen werden, in der Regel salzscheu. Letzteres ist bei den Asclepiadeen weniger der Fall, und so sind es meist auch kleine fleischige Arten dieser Familie (Hoya, Dischidia), die als Epiphyten sich zeigen. Auch Moose und Flechten fehlen beinahe gänzlich.

Die Richtigkeit der eben entwickelten Ansicht ergibt sich aus dem Vergleich der Mangrove mit derjenigen der in den Gebirgen Javas häufigen Solfataren,[1]) wo in einer von säure- und salzhaltigen Dämpfen geschwängerten Atmosphäre eine üppige Vegetation gedeiht. Während im benachbarten Walde Stämme und Aeste der Bäume von einer Fülle der verschiedenartigsten Epiphyten bedeckt sind, fehlt auf den Bäumen der Solfataren jede Spur derselben; nicht einmal Flechten gedeihen auf ihnen, obwohl die feuchte Luft die atmosphärische Vegetation begünstigen sollte. Nähere Betrachtung zeigt denn, dass die Rinde stets von einem dünnen mehligen weissen Ueberzug mineralischer Stoffe bedeckt ist, der sich vielfach auch auf den Blättern befindet und deren grüne Farbe vollständig verdeckt.

Ist das epiphytische Pflanzenleben schwach entwickelt, so ist es das thierische um so mehr. Stammbasen und Wurzelgestelle sind vielfach von einem Panzer von Cirrhipeden überzogen, oder auch manchmal von Austern. Allerhand Seemollusken, namentlich für die Mangrove charakteristische Arten von Neritina,[2]) kriechen auf dem Geäste und dem Laube umher, und ungemein bissige Ameisen bauen aus lebenden Blättern, die sie durch eine Art Spinngewebe verbinden, ihre faust- bis kopfgrossen Nester.

---

[1]) Vgl. Schimper IV p. 13.

[2]) Semper l. cit. I p. 297 Anm. 9, wo eine Anzahl Arten der Philippinen aufgeführt sind. Auf Java sah ich ebenfalls Arten dieser und einer anderen Gattung.

Nicht weniger belebt ist zur Ebbezeit der Boden mit seiner Bevölkerung bunter, häufig schön metallischblauer Krabben, ihren zahllosen, auf ihren Flossen dahinschnellenden Fischen aus der Gattung Periophthalmus, die sogar manchmal auf die Bäume klettern. Schmetterlinge fehlen nicht; einzelne Arten sollen sogar für die Formation charakteristisch sein. Grosse Vögel des Meeres sind gelegentlich, am äusseren Rande, häufig; Vogelnester scheinen aber im Laube zu fehlen. Die Stille ist nur durch das Platzen der grossen Blasen unterbrochen, die aus der Tiefe des Schlammes die Verwesungsgase an die Oberfläche bringen. Endlich seien noch die grössten der thierischen Bewohner der Mangroven erwähnt, Krokodile und Tiger, letztere namentlich in den ausgedehnten Mangrovewäldern des Gangesdelta häufig.

Interessant wäre es gewesen zu untersuchen, ob und welche Wechselbeziehungen zwischen der Pflanzen- und der eigenartigen Thierwelt der Mangrove bestehen, in wiefern die erstere ihre Gestalten und die Natur ihrer chemischen Bestandtheile einer Anpassung an die letztere zu verdanken haben. Erst ein längerer Aufenthalt würde jedoch zu einigen Aufschlüssen geführt haben können.

Erhebt sich der Boden der Mangrove, so findet schnell eine Verschiebung ihrer Elemente statt; namentlich nehmen die Rhizophoreen ab, während bisher noch nicht erwähnte Arten, Lumnitzera coccinea, ein knorriger Baum, mit schirmförmiger Krone, fleischigen Blättern und kleinen rothen Blüthen, sowie die verwandte, aber strauchige und weissblüthige Lumnitzera racemosa und die ebenfalls strauchige Rubiacea Scyphiphora hydrophyllacea, reichlich auftreten. Die erwähnten Arten kommen hauptsächlich am Rande der Mangrove, aber auch innerhalb derselben meist an etwas weniger nassen Stellen vor. Erhebt sich der Boden noch mehr, so treten bald Excoecaria Agallocha, Cerbera Odollam, Paritium tiliaceum und andere Bäume der Barringtoniaformation auf. Eine allmähliche Veränderung findet ebenfalls statt bei

langsamer Abnahme des Salzgehalts, wo die eigentliche Mangrove in die nachher zu beschreibende Nipaformation übergeht. Ist dagegen die Küste steil, so kann die Mangrove direkt an nicht halophile Fromationen grenzen, z. B. an gewöhnlichen Wald auf Noesa Kambangan und auf der Nordseite der Insel Singapore.

Die Physiognomie der Mangrove ist eine sehr wechselnde; es ist schwer, dieselbe in allgemeinen Zügen richtig zu charakterisiren. Ich halte es daher für nothwendig, um ein präciseres Bild zu geben, die von mir an Ort und Stelle geschriebenen Schilderungen zweier Mangrovelandschaften aus Ceylon und Java hier mitzutheilen.

Negombo (Ceylon), 11. Sept. 1889. Die Stadt liegt an einer grossen Lagune, die vom Meere durch eine Sandbarre mit enger Ausflussöffnung getrennt ist. Die Lagune ist besäet mit kleinen Inseln, die zum grossen Theil, auch zur Fluthzeit, sich über dem Wasserniveau erheben, zum Theil aber von der Fluth ganz überschwemmt werden. Die stets trocken bleibenden Inseln sind an den auf ihnen wachsenden Cocospalmen schon von Ferne kenntlich: die während der Fluth unter Wasser befindlichen sind dagegen ganz von Mangrove überzogen, welche, je nachdem das Substrat zur Ebbezeit mehr oder weniger nass ist, Unterschiede in ihrer Zusammensetzung zeigt. Die niedrigsten unter den Mangroveinselchen sind nur mit Rhizophora conjugata bewachsen, zu welchen, hie und da, Bruguiera gymnorhiza hinzutritt. Ist dagegen der Boden in der Mitte höher, so bilden die genannten Arten nur einen peripherischen Gürtel, während Excoecaria Agallocha, Avicennia officinalis, Aegiceras majus, selten auch Lumnitzera racemosa und Scyphiphora hydrophyllacea den festeren Kern einnehmen. In Bezug auf aquatische Lebensweise schliesst sich Acanthus ilicifolius den beiden genannten Rhizophoreen enge an; er bildet häufig, ausserhalb der letzteren, einen Saum um die Inselchen herum.

Ein Loranthus war auf den Rhizophoreen und Excoecaria häufig; dagegen fehlten eigentliche Epiphyten, auch Moose und Flechten, gänzlich.

Ein breiter Mangrovegürtel ist stellenweise auch zwischen dem Festland und dem Meere vorhanden; seine Bestandtheile sind dieselben wie auf den Inseln. Nach Innen grenzt die Mangrove an eine Gebüschformation, die durch Cultur stark modificirten Ueberreste eines früheren halophilen Waldes (Barringtoniaformation) mit zahlreichen Brakwasser-

tümpeln, an deren Rand Lumnitzera racemosa, Scyphiphora, Cerbera Odollam, Hibiscus tiliaceus sich erheben.

Mangrove des Kindersees, Süd-Java, Febr. 90. Die unter dem Namen Kindersee bekannte lagunenartige Bucht in Süd-Java ist nach Süden durch die hügelige Insel Noesa Kambangan vom indischen Ocean getrennt, im Uebrigen zwischen den hier ganz flachen Ufern der Hauptinsel eingeschlossen. Mehrere Flüsse ergiessen in dieselbe ihre träge fliessenden Gewässer und sind, ihrem niederen Niveau entsprechend, noch in grosser Entfernung ihrer Mündung dem Einfluss der Fluthbewegungen ausgesetzt. Der Mehrzahl nach spalten sie sich in mehrere Arme. Diese Deltabildungen liegen zur Fluthzeit unter Wasser, zur Ebbezeit ein wenig über dem Niveau desselben. Ein besseres Substrat für die Entwickelung der Mangrove könnte kaum existiren und letztere ist denn auch mit seltener Ueppigkeit entwickelt.

Fährt man in einem Canoe längs der Ufer der Bucht oder in einem der zahlreichen Flussarme, so erblickt man nicht immer dasselbe Bild. Weit mehr als an freien, schiefen Küsten, wo beinahe allein Rhizophora mucronata dem Anprall der Wellen Widerstand zu leisten oder sich im bewegten Wasser fortzupflanzen im Stande ist, sind auf diesen seichten Ufern, wo der Wellenschlag unbekannt ist, die Existenzbedingungen für verschiedene Arten ungefähr gleich günstig, so dass, im Kampfe um den Raum, bald die eine, bald die andere Art den Sieg davon trägt. Bald ist das Ufer von einem dichten Gürtel von Rhizophoreen eingenommen, bald fährt man längs eines hohen Gebüsches der silbergrauen, weidenartigen Avicennia alba, an anderen Stellen noch ist das matte Grün der Sonneratia acida vorherrschend, oder endlich die Vorposten sind von einer schmalen Hecke der Nipa fruticans behauptet. Hin und wieder fällt die sonderbare Erscheinung einer Carapa obovata auf, deren kopfgrosse braungelbe Früchte aus der kleinen Krone hervorschimmern, oder ein von schneeweissen Blüthen und hornförmigen Früchten bedeckter Busch des Aegiceras majus. Die beiden hier vorkommenden Bruguiera-Arten (B. gymnorhiza und B. parviflora) sind am Rande mehr vereinzelte Erscheinungen; um so häufiger sind sie im Inneren der Mangrove, wo die schirmförmigen Kronen der Br. gymnorhiza die übrigen Bäume weit überragen, während die bedeutend kleinere und unscheinbar blühende Br. parviflora sich den Blicken mehr entzieht.

Zur Ebbezeit blickt man in das bekannte Gewirr der Rhizo-

phorastelzen oder in den nicht minder bekannten Rasen der Spargelwurzeln von Avicennia und Sonneratia, mit seiner Bevölkerung von Krabben und Fischen. Dagegen habe ich sonst nirgends die Kniewurzeln der Bruguiera gymnorhiza in solcher Menge und Grösse gesehen. An anderen Stellen kriechen die scharfgekielten Wurzeln der Carapa obovata mit allerlei Windungen an der Oberfläche des Schlammes.

Zur Fluthzeit ist das ganze Wurzelwerk unsichtbar; sogar die untersten Blätter der Rhizophoren und der Sonneratia bleiben eine Zeit lang unter dem Wasserspiegel. Jüngere Exemplare der Rhizophora mucronata konnte ich sogar, vom Canoe aus, in der Tiefe des Wassers erblicken.

Kurz erwähnt als Bestandtheile der Mangrove von Pegu: Bruguiera gymnorhiza, Br. oxyphylla; Rhizophora conjugata, Rh. mucronata; Ceriops Roxburghiana; Kandelia Rheedii; Sonneratia apetala, S. acida, S. Griffithii; Lumnitzera racemosa; Carapa obovata; Scyphiphora hydrophyllacea; Brownlowia lanceolata; Aegiceras corniculatum (= Aeg. majus); Acanthus ilicifolius, Ac. volubilis; Hoya sp.; Acrostichum aureum.

Die amerikanische Mangrove.

Ich habe Gelegenheit gehabt die Mangroveformation an sehr verschiedenen Punkten der tropisch-amerikanischen Küste, zwischen dem 17.° N. B. (Martinique) und 27.° S. B. (St. Catharina), kennen zu lernen. Ihr Charakter ist demjenigen der indischen ähnlich, aber weit mehr gleichmässig; auch fehlen so stattliche Bäume, wie Bruguiera gymnorhiza. Nur vier Baumarten bilden die amerikanische Mangrove, Rhizophora Mangle, Avicennia tomentosa, Av. nitida und Laguncularia racemosa.[1] Die Rhizophora bildet hier auch die Vorposten und sieht der Rh. mucronata ähnlich, aber mit weit kürzeren Keimen. Laguncularia racemosa ist ein kleiner buschiger Baum mit aufrechten, isolateralen Blättern, kleinen Blüthen, wie die verwandte und habituell ähnliche Lumnitzera racemosa der indischen Mangrove.

Ich entnehme, mit einigen Abkürzungen, meinen Reisenotizen

[1]) Mit Unrecht wird Conocarpus erectus den Mangrovebäumen zugezählt; er wächst ausserhalb der Mangrove, sogar oft auf Dünen.

folgende Schilderung eines Mangrovewaldes am Rande der kleinen Insel Gamboa, gegenüber der Küste von Sta. Catharina.

Das Laubdach verrieth schon in der Ferne seine gemischte Zusammensetzung an der frischgrünen Farbe der Rhizophora Mangle, den Olivetönen der Laguncularia, den silbergrauen Kronen der Avicennia, die sich kuppelförmig über das flache Dach der übrigen erhoben. Auf der Meeresseite bildete ein fluthendes Gras (?) die Grenze der sichtbaren Vegetation.

Das Innere des Waldes zeigte einen ähnlichen schwarzen Schlammboden, ein ähnliches Gewirr bogenförmiger Rhizophora-Stelzen, einen ähnlichen schlammigen Rasen von Spargelwurzeln (Avicennia und Laguncularia) und Keimlinge der drei Baumarten, wie die indische Mangrove. Das Bild war aber im Uebrigen weniger gleichmässig düster. Schönblüthige Tillandsia-Arten (T. geminiflora und Gardneri) breiteten ihre grauen oder glänzend weisslichen Rosetten auf den Aesten aus, vielfach von einer stattlichen, blaublüthigen Aechmea (Ae. gamosepala) begleitet. Die schwarzen Stämme der Avicennia trugen, ausser kleinen Graphideen, weisse und rothe Krustenflechten; die Stützwurzeln der Rhizophora waren von düstervioletten Florideen (Catenella impudica, Bostrychia radicans), wie so häufig in der indischen Mangrove, bedeckt. Hie und da erhoben sich aus dem Schlamme kleine, feste Inseln, welche von solchen Gewächsen bedeckt waren, die etwas trocknere Stellen des Strandes bewohnen, wie Hibiscus tiliaceus und Chrysodium aureum, die auch in Ostindien solche Standorte aufsuchen, Anona paludosa, ein Schinus, eine Myrsinee.

Die nächste Umgebung der Stadt Joinville in Sta. Catharina bietet ebenfalls die beste Gelegenheit zum Studium der amerikanischen Mangrove. Der S. Francisco Fluss ist in nächster Nähe der Stadt bei trockener Witterung noch deutlich salzig und ernährt auf seinen Ufern manche Halophyten, wie Hibiscus tiliaceus und Chrysodium aureum. Fährt man flussabwärts, so zeigen sich von Mangrovebäumen zuerst Laguncularia, anfangs in kleinen, später

in grösseren Exemplaren; etwas weiter abwärts tritt Avicennia hinzu, mit ganz vereinzelten kleinen Rhizophoren. Auch Hibiscus tiliaceus, Chrysodium aureum, Schinus sp., eine Myrsinee und Cocos Romanzoffiana treten in vereinzelten Exemplaren, an trockenen Stellen auf, Laguncularia bildet aber den Hauptbestandtheil der Vegetation. Im Wasser wächst eine schöne Amaryllidee. Erst in grösserer Nähe des Meeres wird Rhizophora vorherrschend.

Die Mangrove bei Santos, Rio de Janeiro, Pernambuco, an der Mündung des Guarapiche (Venezuela) und auf Trinidad fand ich ganz ähnlich zusammengesetzt, wie in Sta. Catharina.

Eine Schilderung der westafrikanischen Mangrove hat Pechuel-Lösche, eine solche der Mangrove am Rothen Meere Schweinfurth gegeben.

2. Die Nipaformation.

Die weniger salzigen Lagunen und Sümpfe in der Nähe des Meeres, die nur von den höchsten Fluthen erreicht werden, und die Ufer der Flüsse in grösserer Entfernung von ihrer Mündung, da wo das Wasser nur noch schwach salzhaltig ist, ohne noch Süsswasser zu sein, sind von einer Uebergangsformation eingenommen, die ich nach ihrem vorherrschenden und auffallendsten Bestandtheil, Nipa fruticans, als Nipaformation bezeichnen will.

Nipa fruticans ist eine kurzstämmige Palme mit schiefen, einfach gefiederten, riesenhohen Blättern, welche für sich allein, z. B. auf Sumatra, ungeheure Gebiete bedeckt, und so dicht wächst, dass man sich nur mit dem Messer einen Weg bahnen kann; in anderen Fällen wächst sie zwischen Bäumen und Sträuchern, die auch in der Mangrove vorkommen, wie Avicennia officinalis, Sonneratia acida, Excoecaria Agallocha, Hibiscus tiliaceus, die häufig von einer dünnen Liane aus der Familie der Papilionaceen, Derris uliginosa, umrankt sind. Stellenweise erhebt sich gruppenweise ein stattlicher Farn, der an den trockenen Stellen der amerikanischen Mangrove häufig vorkommt, Chrysodium

aureum. Anderorts bildet Conyza indica, eine grosse Staude mit unansehnlichen, violetten Blüthen, den Hauptbestandtheil der Vegetation, oder Acanthus ilicifolius nimmt die Oberhand. Hie und da fällt schon in der Ferne ein Baum durch seine etagenartige Verzweigung auf, Terminalia Katappa; derselbe wächst aber stets nur an trockeneren Stellen, wo er häufig begleitet ist von Acacia Farnesiana, Cerbera Odollam, Pandanus-Arten und anderen Bäumen, die in der nachher zu schildernden Barringtonia-Formation zu geschlossenen Wäldern zusammentreten. Ueberhaupt stellt die Nipa oft eine schwer zu charakterisirende Misch- und Uebergangsformation dar; von einer scharfen Grenze gegen die Mangrove, gegen die Barringtoniaformation und gegen die nicht halophilen Sumpf-, Ufer- und Savannenformationen des Binnenlands kann nirgendwo die Rede sein. Dementsprechend bietet auch die Lebensweise ihrer Bestandtheile nichts charakteristisches.

Trotz dieser meist negativen Merkmale wurde die Nipa von Junghuhn und namentlich von Kurz von den übrigen Strandformationen bereits getrennt, und jedenfalls mit vollem Rechte, da ihre Vereinigung mit der einen oder anderen der übrigen Strandformationen Verwirrung hervorrufen würde. Da wo Nipa vorkommt, hat die Formation übrigens ein scharfes Gepräge.

In Pegu zeigen nach Kurz auch Phoenix paludosa und Pandanus foetidus an ähnlichen Standorten geselliges Wachsthum.

Eine der Nipa vergleichbare Uebergangs- und Mischformation sah ich in Brasilien längs der Flussufer, zwischen der Mangrove und den Binnenlandswäldern, z. B. bei Joinville. Von den Mangrovebäumen fehlt die Rhizophora, während Laguncularia vielleicht noch massenhafter auftritt, als in der Mangrove. Neu tritt hinzu Hibiscus tiliaceus, in der indischen Nipa ebenfalls häufig, ferner Anona paludosa, eine nicht bestimmte Myrsinee etc. Bei Cabo frio und Pernambuco fand Dr. Schenck Conocarpus erectus in dieser Mischformation, ausser-

dem auch auf den Dünen, aber nicht als Bestandtheil der eigentlichen Mangrove.

Am meisten Aehnlichkeit bieten, in Amerika, mit der Nipaformation die Gebüsche einer niederen Palme (Bactris sp.), welche ich auf Trinidad, an brakigen Stellen, auf der Landseite der Mangrove, grosse Flächen bedecken sah.

3. **Die Barringtoniaformation** (Tafel III Hintergrund).

Mangrove bekleidet durchaus nicht überall den Rand tropischer Küsten; da wo sich der Meeresgrund etwas steil erhebt, fehlt sie ganz oder ist auf vereinzelte Bäume reducirt; der Strand ist im Bereich der Fluth meist vegetationslos.

Unmittelbar hinter dem Sandstrich, auf welchem absterbende Algen, zahllose Muscheln und Korallenbruchstücke das Gebiet der Brandung bezeichnen, erhebt sich häufig eine aus verschiedenartigen Bäumen und Sträuchern zusammengesetzte, durch Cassytha filiformis, Guilandina Bonducella, Canavalia-Arten und andere dünne Schlingpflanzen beinahe undurchdringlich gemachte Laubwand. Dieselbe stellt die äussere Grenze einer saumartig längs der Küste sich ausdehnenden schmalen Wald- und Gebüschformation, die ich nach nach der Myrtaceen-Gattung Barringtonia, welche in derselben durch mehrere ausgezeichnete Baumarten vertreten ist, Barringtoniaformation nennen will.[1])

Die Barringtoniaformation stellt entweder einen geschlossenen Wald dar, oder ist von kleinen Lichtungen durchbrochen und mehr savannenartig. Werden letztere grösser, tritt der Baumwuchs zurück, so geht die Barringtoniaformation allmählich in die nachher zu besprechende Pescapraeformation über.

---

[1]) In meiner Mittheilung an die Akademie der Wissenschaften zu Berlin hatte ich sie, nach einem andern Charakterbaum, Katappaformation genannt.

Systematische Zusammensetzung der Barringtonia-formation.

Die Barringtoniaformation besteht aus einer grossen Anzahl verschiedener Gewächse, die theilweise für sie charakteristisch sind, theilweise auch in den übrigen Strandformationen oder, jedoch in geringer Anzahl, in den Wäldern des Binnenlandes vorkommen. Hier ist der gewöhnliche oder zum Theil ausschliessliche Standort mancher der bekanntesten tropischen Bäume, z. B. mancher der grössten Pandanus-Arten, von Cycas circinalis und Rumphii, Casuarina equisetifolia. Nur hier kommt die Cocospalme im wildwachsenden Zustande vor. Unter den Charakterbäumen seien ferner erwähnt Arten der Gattung Barringtonia, namentlich B. speciosa, ein massiver, dicht belaubter Baum, mit riesigen lanzettlichen Blättern, grossen Blüthen und höchst eigenartig ausgebildeten Früchten (Taf. VII Fig. 3); Calophyllum inophyllum, eine Guttifere, mit dunklem, dichtem Laube, wohlriechenden weissen Blüthen; die ebenfalls weissblüthige giftige Apocynee Cerbera Odollam; baumartige Malvaceen mit grossen gelben oder röthlichen Blüthen (namentlich Hibiscus tiliaceus und Thespesia propulnea); die schon früher erwähnte, durch ihre etagenartige Verzweigung ausgezeichnete Terminalia Katappa; ferner Hernandia peltata (Lauraceae?), Heritiera littoralis (Sterculiaceae), Tournefortia argentea, verschiedene Leguminosen (Inocarpus edulis, Albizzia-, Cynometra-, Erythrina-Arten, Pongamia glabra, Sophora tomentosa) etc. Die Zahl der kleinen Bäume und der Sträucher ist noch weit grösser. Besonders fallen, an offenen Stellen oder am Aussenrande, die langen, vielfach gekrümmten und durcheinander unregelmässig wachsenden Sprosse der Scaevola Koenigii auf, einer der wenigen ausserhalb Australiens vorkommenden Goodenoviaceen, mit grossen, ganzrandigen, fleischigen Blättern, Rispen kleiner weisser zygomorphen Blüthen und weissen Steinfrüchten. Als sehr verbreitet und häufig seien ferner

erwähnt Cordia subcordata (Boragineae), Clerodendora inerme (Verbenaceae), Vitex trifolia (id.), Premna integrifolia u. a. A. (id.), Pemphis acidula (Lythraceae), Ximenia americana (Olacaceae), Dodonaea viscosa (Sapindaceae), Allophyllus sundanus (id.), Climacandra obovata (Myrsinaceae), Colubrina asiatica (Rhamnaceae), Suriana maritima (Simarub.), Morinda citrifolia (Rubiaceae), Guettarda speciosa (id.), Excoecaria Agallocha (Euphorb.).

Mit den genannten und anderen weniger häufigen Bäumen und Sträuchern kommen als untergeordnete Bestandtheile gelegentlich eine Anzahl anderer hinzu, deren gewöhnlicher Standort die Mangrove ist, wie Carapa-Arten, Lumnitzera racemosa und coccinea, Scyphiphora hydrophyllacea, Avicennia, sogar, aber selten, Rhizophora mucronata.

Schlingpflanzen sind zahlreich, besitzen aber, mit Ausnahme von Entada scandens, ganz dünne Stengel; vorherrschend sind unter ihnen Leguminosen (Guilandina Bonducella, Derris uliginosa, Entada scandens, Canavalia-Arten), Arten von Ipomoea und Cassytha filiformis. Die Vegetation der kleinen Lichtungen besteht wesentlich aus Gräsern, einigen Papilionaceen (Vigna-, Crotalaria-Arten etc.), unscheinbaren Compositen (Conyza indica, Wollastonia glabrata und biflora), Euphorbiaceen (Euphorbia Atoto, Phyllanthus-Arten, Acalypha indica), Portulaca oleracea und quadrifida etc. Die auffallendsten Gewächse in diesen Lichtungen sind aber grossblüthige, stattliche Zwiebelgewächse (Tacca pinnatifida, Crinum asiaticum, Pancratium zeylanicum).

Kurz (Veg. of Pegu) bezeichnet unsere Barringtoniaformation als „Beach jungle". Als charakteristische Bestandtheile erwähnt er für Pegu: Pongamia glabra, Erythrina indica, Bombax malabaricum, Hibiscus tiliaceus, Cynometra bijuga, Guettarda speciosa, Cycas Rumphii, Thespesia populnea, Scaevola Koenigii, Colubrina asiatica, Derris sinuata, Breynia rhamnoides, Caesalpinia Bondhuc, Ipomoea pes caprae, Ischaemum muticum. — In Tenasserim kommt Casuarina equisetifolia hinzu. — Epiphyten

sind Polypodium quercifolium, Arten von Hoya, Dischidia und einige Orchideen.

Beinahe alle diese Arten sind auch für die Barringtoniaformation des Malayischen Archipel charakteristisch. Ueberhaupt zeichnet sich die Barringtoniaformation vor den Binnenlandswäldern durch die weite geographische Verbreitung der meisten ihrer Arten aus.

Physiognomie und Lebensbedingungen der Barringtoniaformation auf Java.

Wie in ihrer systematischen Zusammensetzung, so auch in ihrer Physiognomie vereinigt die Barringtoniaformation vieles Charakteristische mit einigen Zügen der Mangrove und der Binnenlandswälder. Höchst eigenartig erscheinen die Bäume des äussersten, dem Meere zugekehrten Randes, namentlich die abenteuerlichen Gestalten der Pandanus-Arten, mit ihren oft riesigen Fruchtständen, aber auch die schlangenartig gewundenen, häufig auf dem Boden kriechenden Stämme und Aeste mancher dicotylen Sträucher und Bäume (Calophyllum inophyllum, Scaevola Koenigii, Hibiscus tiliaceus etc., in Amerika Coccoloba uvifera), welche an die Formen des Krummholzes im Hochgebirge erinnern, eine Aehnlichkeit, die vielleicht in beiden Fällen auf ungünstige Transpirationsbedingungen zurückzuführen ist.

Haben wir das dichte Geflecht von Zweigen, welche häufig durch die rothen und grünen Fäden der Cassytha gleichsam zusammengenäht sind, durchbrochen und sind in das Innere einer Waldpartie eingedrungen, so tritt uns ein Bild entgegen, das ganz und gar nicht an dasjenige der meisten Tropenwälder, wenigstens derjenigen feuchter Gebiete, erinnert. Auf dem sandigen oder steinigen, nackten oder doch nur von spärlichen todten Blättern bedeckten Boden erheben sich ebenfalls nackte oder einige wenige [1]) dickblätterige Epiphyten (Hoya-,

[1]) Ausser an geschützten Buchten, wo Epiphyten sehr üppig vorkommen können. Vgl. z. B. Hemsley, Admiralty Islands.

Dischidia-Arten) und kleine Krustenflechten tragende Stämme, die vielfach durch ein Gewirr dünner Schlinggewächse verbunden sind. Stehen die Bäume weniger dicht, so sind die Zwischenräume von einem struppigen Unterholz eingenommen, in welchem junge Exemplare der Baumarten mit ächten Sträuchern und kleinen Pandani um den Raum streiten, oder Crinum asiaticum bildet zwischen den Stämmen manneshohe Dickichte.

Die Blätter dieser Gewächse sind manchmal recht gross, zeigen aber nichtsdestoweniger in ihrer Structur das Gepräge ungünstiger Transpirationsbedingungen, namentlich am äusseren Rande der Formation, wo der Boden am salzreichsten ist. Das Laub der grösseren Bäume ist entweder sehr dicht, oder, wie bei so vielen Bewohnern trockener Gebiete, schirmförmig bezw. in Etagen gegliedert; die Blätter sind dick lederartig (Calophyllum, Terminalia, Barringtonia) oder fleischig saftig (Scaevola, Pemphis, Morinda citrifolia, Clerodendron inerme, Tournefortia, Ximenia americana, Sophora tomentosa), manchmal, namentlich an jüngeren Theilen, dicht behaart (Pemphis, Sophora tomentosa, Tournefortia, Thespesia, Heritiera), selten mit Firnissüberzug versehen (Dodonaea viscosa). Die Casuarina erinnert an die Tamarix-Arten der Mediterranregion, die leichtgefiederten Albizzien und Acacien, die Zwiebelgewächse, das schmal- und hartblätterige Gras an trockene Savannen und Steppen.

Mit der Enfernung vom Meere werden die Schutzmittel gegen Transpiration weniger ausgeprägt; die dicken, saftigen Blätter von Clerodendron inerme, Ximenia americana, Wollastonia etc. werden gewöhnlichen Laubblättern gleich, manche ausgeprägt halophytische Arten, wie Barringtonia speciosa, Scaevola, Wollastonia, Tournefortia, nehmen mehr und mehr ab, während umgekehrt Binnenlandformen etwas zahlreicher auftreten.

In Birmah gehört die Barringtoniaformation nach Kurz trotz ihrer mit derjenigen mehr gleichmässig feuchter Gebiete übereinstimmenden Zusammensetzung zu denjenigen Wäldern, die während der trockenen

Jahreszeit ihr Laub abwerfen. Das Gleiche wird wohl in andern Gebieten mit ausgesprochener trockener Jahreszeit stattfinden.

Stellenweise tritt am Golf von Bengalen, anstatt des gemischten Strandwaldes reiner Casuarinawald auf. Da Casuarin sehr häufig auf dem Strande cultivirt wird, so dürfte es manchmal schwer sein zu entscheiden, ob man es mit einem natürlichen oder einem gepflanzten Walde zu thun hat.

Unterschiede zwischen der Barringtoniaformation und den Wäldern des Binnenlandes.

Die Barringtoniaformation zeichnet sich nicht durch auffallende Merkmale vor den Wäldern des Binnenlandes aus, wie die Mangrove; dennoch kommt auch bei ihr der Einfluss der Meeresnähe in verschiedenster Weise zum Ausdruck. Er zeigt sich schon in der systematischen Zusammensetzung, namentlich da, wo sie, wie ich es auf Noesa Kambangan und bei Singapore zu beobachten Gelegenheit hatte, direkt an gewöhnlichen, d. h. nicht auf Salzboden wachsenden Wald grenzt. Zurücktreten der Artocarpeen, der Lauraceen, Fehlen der Urticaceen, der Piperaceen, der Melastomaceen, der bei Singapore dicht beim Strande zahlreich wachsenden Eichen, der sonst in keinem Walde der heissen Region fehlenden Scitamineen und Araceen mögen hier hervorgehoben werden.

Der Einfluss des Meeres zeigt sich auch im xerophilen Gepräge der Arten der Barringtoniaformation, welches nicht auf Trockenheit zurückgeführt werden kann, da dieselbe nicht auf hohen Dünen, sondern dicht oberhalb des Meeresniveau, auf feuchtem sandigen Boden, in feuchter Luft gedeiht. Der Salzgehalt des Bodens ist es, der, wie in der Mangrove, die verschiedensten Schutzmittel gegen Transpiration hervorgerufen hat. Auf den gleichen Factor ist vielleicht die Seltenheit dicker Lianen zurückzuführen, Gewächse, welche sich nur da entwickeln, wo die Bedingungen für Wasserversorgung am günstigsten sind. Endlich ist durch den Salzgehalt der Atmosphäre, ähnlich wie in der Mangrove,

die bei so feuchter Luft erstaunliche Armuth der Epiphyten, welche nur in geschützten Buchten, wo der Wind nicht Salzwasser auf die Stämme und Zweige weht, reichlicher auftreten, zu erklären; am offenen Strande sieht man sie beinahe nur auf den höchsten Aesten, wo sie das Meerwasser nicht erreichen kann.

Aber nicht bloss in den Vegetationsorganen macht das Meer seinen Einfluss geltend; noch auffallender kommt derselbe im Bau der Früchte und Samen zum Ausdruck. Man wundert sich über die Seltenheit der an Verbreitung durch den Wind angepassten Früchte und Samen. Mir sind solche nur von drei Arten bekannt, Casuarina, Gyrocarpus Jacquini und Dodonaea viscosa; die letzte gehört aber auch zur Binnenlandflora, und was die ersteren betrifft, so sind ihre geflügelten Früchte für Verbreitung auf grössere Entfernung ganz ungeeignet. Der Wind würde in der That die Früchte land- oder seewärts treiben, während die Barringtoniaformation einen schmalen Gürtel parallel dem Meeresrande bildet.

Vergleichende Betrachtung der Früchte und Samen zeigt, dass viele derselben, und zwar vornehmlich solcher Arten, die an die Nähe des Meeres gebunden sind, obwohl zu den verschiedenartigsten Familien gehörig, zum grossen Theil eine auffallende Analogie in gewissen ihrer Merkmale zeigen, und dass diese Merkmale bei Binnenlandpflanzen unbekannt oder sehr selten sind. *Solche Früchte oder Samen zeigen sich nämlich von einer trockenen, luftführenden, häufig von zähen Fasern durchsetzten Hülle umgeben, welche im Verhältniss zur Grösse der Frucht mächtig entwickelt ist und sich durch ein auffallend geringes specifisches Gewicht auszeichnet* (vgl. Taf. VII z. B. Fig. 3 u. 11). Manchmal ist diese luftführende Hülle peripherisch gelegen, nur von einer dünnen und zähen Haut bedeckt, wie bei der Cocosnuss, bei den Früchten von Barringtonia speciosa und racemosa, Tournefortia argentea, Cordia subcordata, Guettarda speciosa, Cleroden-

dron inerme, Cynometra, oder von einer dünnen saftigen Gewebelage umgeben, wie bei Terminalia Katappa, Scaevola-Arten, Cerbera Odollam, Ochrosia parviflora, oder endlich von einer harten Schale geschützt, wie bei Calophyllum inophyllum, Ximenia americana und den steinfruchtartigen Samen von Cycas circinalis. Ich werde im letzten Abschnitt dieser Arbeit zeigen, dass diese eigenartige Structur der Früchte oder Samen mit der Art ihrer Verbreitung, nämlich durch Meeresströmungen, zusammenhängt und dass beinahe sämmtliche typische Bestandtheile der Barringtoniaformation solche oder andere, aber zum selben Zwecke dienende Vorrichtungen besitzen.

Manche der Früchte der Barringtoniaformation besitzen eine saftige, meist dünne Hülle, so diejenigen von Pandanus, Calophyllum inophyllum, Scaevola Koenigii, Morinda citrifolia, Terminalia Katappa, Ximenia americana mit saftigem Exocarp, Hernandia peltata mit saftigem, persistirendem Kelche, die Samen von Cycas circinalis, deren complicirt gebaute Schale zu äusserst fleischig ist etc., ferner verschiedene kleine Beeren, wie bei Cassytha, Clerodendron inerme etc. Dass diesen Früchten seitens der Thierwelt auch eifrig nachgegangen wird, zeigte der Umstand, dass ich auf dem Boden stets nur die ganz nackten Steine oder Samen fand, obwohl die fleischige Hülle manchmal recht zähe ist. Nur einmal allerdings habe ich Thiere beim Anfressen solcher Früchte überrascht, nämlich auf dem Strand der Insel Noesa Kambangan. Da fiel mir im schmalen Gürtel der Barringtoniaformation, unterhalb des Waldes, wo Rafflesia Patma wächst, auf, dass kleine bewegliche Haufen der verschiedensten Seegasteropoden zerstreut auf dem Boden lagen. Nähere Untersuchung zeigte, dass die Schneckenschalen von Einsiedlerkrebsen bewohnt waren und dass diese mit dem Verzehren der Kelche herabgefallener Früchte von Hernandia peltata beschäftigt waren. Die vollkommen entblössten, obwohl noch ganz frischen „Steine“ von Cycas circinalis, die dazwischen lagen, dürften auf ähnliche Weise ihres Fleisches

beraubt worden sein. Da diese Früchte bezw. Samen sich zum Theil in einiger Entfernung der betreffenden Bäume befanden, so war hier augenscheinlich ein Transportmittel gegeben.

Eine noch wichtigere Bedeutung vielleicht, als den auf den malayischen Küsten zahllos auftretenden Einsiedlerkrebsen, kommt nach den interessanten Beobachtungen, die Guppy auf den Cocosinseln veranstaltete, den Krabben zu. Krabben sind es auf diesen Inseln, wo beerenfressende Vögel fehlen, die die verschiedenen Bäume und Sträucher, die sich auf dem Strande aus angeschwemmten Samen entwickelt hatten, weiter landeinwärts verbreiteten und diese kleinen Koralleninseln mit einer Pflanzendecke versahen.

Auch für die Barringtoniaformation des Festlandes erscheinen die Krabben und Einsiedlerkrebse als die geeignetsten Werkzeuge zur Verbreitung der Samen, indem sie sich nur wenig vom Meere entfernend, im Bereich des Salzbodens, wo die betreffenden Gewächse allein den Raum zu behaupten vermögen, verbleiben.

Während es für mich, wie ich im letzten Abschnitt zeigen werde, keinem Zweifel unterliegen kann, dass die Früchte oder Samen vieler Strandpflanzen Anpassungen an die Verbreitung durch Meeresströmungen aufweisen, so möchte ich noch nicht Gleiches von den Krabben und sonstigen Thieren des Strandes behaupten; ausgedehntere Beobachtungen an Ort und Stelle werden da Entscheidung bringen. Ich wollte mit der Erwähnung solcher noch ungenau bekannten Thatsachen und den an sie geknüpften Vermuthungen nur zeigen, wie verschieden die Probleme sind, welche eine wohlcharakterisirte Formation, wie die der Barringtonien bietet, und wie die Betrachtung einer solchen Formation, mit ihren eigenartigen Existenzbedingungen, geeignet erscheint, uns einen tieferen Einblick in die Wirksamkeit der äusseren Factoren zu gewähren, welche die Entwickelung der Pflanzenwelt wesentlich beeinflusst haben und noch beeinflussen. Hier, im Barringtoniawald wie in der Mangrove, ist es das Meer

gewesen, theils durch die Salze, mit welchen es den Strand imprägnirt, und durch die Luft getragen, die Stämme und Aeste überzieht, theils durch seine Strömungen, theils wahrscheinlich durch seine Thierwelt, das in die Entwickelung der Gewächse durch Auslese und Züchtung der geeignetsten Variationen direkt oder indirekt eingegriffen hat.

4. Die Pescapraeformation.

Wald- oder Gebüschformationen, wie sie im Vorhergehenden für den Strand feuchter tropischer Gebiete geschildert worden sind, fehlen bekanntlich an den Küsten der temperirten Zone; kleine Sträucher, wie Tamarix-Arten und Hippophaë rhamnoides, bilden mit einigen Gräsern und häufig succulenten Kräutern den dürftigen Pflanzenwuchs des steinigen oder sandigen Strandes in Europa, Nordasien und Nordamerika und wahrscheinlich ebenfalls in der südlichen temperirten Zone.

In den Tropen, wenigstens den feuchten Gebieten, scheinen nur wenige Küstenstriche eine der unseren vergleichbare Strandvegetation aufzuweisen. Wohl sind in der Barringtoniaformation grössere oder kleinere Lichtungen von einer vornehmlich aus Gräsern bestehenden Vegetation bedeckt; auch wachsen verschiedene Kräuter an der Aussenseite des Waldes, oder auf Korallenbänken, oder namentlich da, wo die baumartige Vegetation durch Menschenhand zerstört worden ist, z. B. in den Pflanzungen der Cocospalme oder zwischen diesen und dem Meere (z. B. auf Ceylon, bei Singapore etc.). Ausgedehnte, wesentlich nur von kleineren Pflanzenarten bewachsene Küstenstriche kenne ich aus eigener Anschauung für tropische Gebiete nur aus den Dünenlandschaften an der Küste von Sta. Catharina in Brasilien und an der Süd-Küste von Java. Die kümmerliche Strandvegetation zeigte an beiden Orten, trotz der ungeheuren Entfernung und dem grossen Unterschied im Breitengrade, eine auffallende systematische

und physiognomische Aehnlichkeit. Da das gleiche nach meinen eigenen Beobachtungen und den Angaben der Litteratur von allen tropischen Küsten gilt, so ist wohl eine für die ganze Tropenzone gleiche Bezeichnung für diese Formation geboten, und ich habe den Namen Pescaprae nach der überall in derselben auftretenden und in ihrer Lebensweise für dieselbe charakteristischen Ipomoea pes caprae gewählt.

Systematische Zusammensetzung der Pescapraeformation.

Die Aehnlichkeit in einem Theil der Existenzbedingungen zwischen der Pescaprae- und unseren europäischen Strandformationen findet in dem Vorhandensein einiger gemeinsamer Arten ihren Ausdruck. Tamarix gallica ist in der Var. indica in Britisch-Indien nicht selten, Salicornia fructicosa und Salsola Kali kommen in Timor vor, und Portulaca oleracea, die allerdings keineswegs zu den ausschliesslichen Halophyten gehört, wächst in der ganzen Ausdehnung des indischen Florengebiets.

Die bei uns auf Strand und Dünen durch so zahlreiche und charakteristische Arten vertretenen Cruciferen und Caryophylleen fehlen in den entsprechenden Formationen im indischen Florenreich und den Tropen überhaupt gänzlich, und auch die Chenopodiaceen und Plumbagineen treten zurück. Gräser (Spinifex squarrosus, Ischaemum muticum, Zoysia pungens etc.), Cyperaceen (Remirea maritima, Arten von Cyperus, Fimbristylis), meist kleine Pandani, einige schöne Zwiebel- oder Knollengewächse (Crinum asiaticum, Pancratium zeylanicum, Tacca pinnatifida), verschiedene krautige und halbstrauchige Papilionaceen (Arten von Crotalaria, Vigna, Canavalia, Aeschynomee), gelbblüthige Compositen (Wollastonia biflora, glabra, das fleischige Sesuvium portulacastrum, ein Verwandter der afrikanischen Mesembryanthemum-Arten, kleine unscheinbare Nyctagineen (Boerhaavia-Arten) und Tiliaceen (Triumfetta-Arten Porpa re-

pens), Rubiaceen (Spermacoce), einige Euphorbiaceen, namentlich die bläulich-bleiche Euphorbia Atoto, bilden mit der schönen Ipomoea pes caprae, so genannt wegen der Form ihrer Blätter, und anderen grossblüthigen Convolvulaceen die ebenso wie bei uns dürftige Vegetation. Vielfach treten den genannten Arten noch hinzu kleine Bäume und Sträucher, die wir für die Barringtoniaformation bereits erwähnt haben, wie Pandani, Scaevola Koenigii, Tournefortia argentea, Clerodendron inerme, Pemphis acidula etc., wie überhaupt die Grenze zwischen beiden Formationen häufig verwischt ist.

Lebensweise und Structur der Pescapraegewächse.[1])

In der Pescapraeformation sind die Existenzbedingungen keineswegs überall die gleichen; wir könnten vielmehr, ebenso wie es Contejean für die Strandflora Frankreichs gethan, zwei oder drei Zonen unterscheiden, von welchen die äusserste, pflanzenarme, im Bereich der Brandung sich befindet, während die innerste den Uebergang zu den Binnenlandformationen vermittelt. Für eine solche Gliederung sind indessen meine Beobachtungen zu unvollständig, und aus der Litteratur lässt sich natürlich nichts entnehmen; ist es ja schon anerkennenswerth, wenn der Strand im weitesten Sinne als Standort erwähnt wird.

Die inneren Dünen, namentlich ihre geschützten Thälchen, bieten der Vegetation weit günstigere Bedingungen und sind auch weit dichter bewachsen, als die äusseren Dünen und der flache Strand. Es ist jedoch an letzteren Standorten, dass die charakteristischen Gewächse unvermischt mit Colonisten des Binnenlands den Raum behaupten und in ihrer Structur das Gepräge eines Kampfes mit ungünstigen äusseren Bedingungen zur Schau tragen. Erschwerte Befestigung am losen Substrat, erschwerte Wasserversorgung, Kampf gegen den Seewind oder Benutzung desselben zum Trans-

[1]) Vgl. darüber auch Johow II p. 114.

port der Früchte auf der glatten Sandfläche lassen sich aus den merkwürdigen Gestalten geradezu herauslesen.

Als Beleg für das Vorhergehende mag die etwas eingehendere Schilderung des Grases Spinifex squarrosus L., der wichtigsten Charakterpflanze der indischen Pescaprae, hier Platz finden.

Vielfach erscheinen die indischen Dünen bedeckt von einem steifen, bläulichen Grase mit grossen kugeligen Blüthen- und Fruchtständen, Spinifex squarrosus, einer australischen Gattung angehörig, aber in Australien nicht heimisch. Nähere Betrachtung zeigt häufig, dass die zahlreichen Stöcke grosser Strecken alle durch federkiel- bis fingerdicke, im Sand mehr oder weniger vergrabene Stolonen verbunden sind, die an ihren Knoten Wurzel- und Blattbüschel erzeugen. Letztere verdanken ihr fahles Aussehen, ähnlich wie unsere Strandgräser, einem Wachsüberzug.

Die Vortheile, welche solche Wachsthumsweise an solchem Standorte mit sich bringt, sind einleuchtend; die kriechenden, durch zahlreiche und tiefgehende Wurzelbüschel festgeankerten Sprosse bieten dem Winde weit besseren Trotz, laufen weit weniger die Gefahr, aus ihrem lockeren und beweglichen Substrat herausgerissen zu werden, als aufrechte Pflanzen. Es ist daher kein Wunder, dass so viele Strandgewächse sich in ihrem Lebensmodus dem Spinifex anschliessen, so die in den Tropen nahezu ubiquitäre Cyperacee Remirea maritima, die noch mehr verbreitete Ipomoea pes caprae, deren ungeheuer lange und reichbewurzelte kriechende Sprosse vielfach, wie es bereits Junghuhn hervorhebt, gleichsam mit einem dickmaschigen Netze den Sand bedecken und festhalten, einige ganz wie Ipomoea sich verhaltende Arten von Canavalia etc., sämmtlich Arten, welche in der neuen wie in der alten Welt die Dünen befestigen, den Boden für andere Pflanzen vorbereiten. Ihnen gesellen sich, in kleinem Maassstab denselben Wuchs nachahmend, Arten von Spermacoce, Hydrophylax, Alternanthera, Sesuvium etc.

Noch in mancher andern Hinsicht zeigt sich bei Spinifex squarrosus ein enger Zusammenhang zwischen Structur und Lebensweise, so im Bau der Blätter, wo im Wachsüberzug, im mächtigen Wassergewebe die Schwierigkeiten der Wasserversorgung zum Ausdruck kommen. Ganz besonderes Interesse beanspruchen aber in biologischer Hinsicht die nahezu kopfgrossen, hauptsächlich aus steifen Borsten bestehenden, vollkommen sphärischen Fruchtstände, welche von jeher die Aufmerksamkeit, sowohl der Reisenden wie der Eingeborenen, erregt haben. Ueber die Fruchtstände hat Goebel [1]) eingehende morphologische Angaben mitgetheilt, auf welche der Leser verwiesen werden möge. Da derselbe reife Fruchtstände nicht gesehen hat, so sei hier hervorgehoben, dass diese zur Zeit der Reife nur noch spärliche Ueberreste der von ihm erwähnten Blätter besitzen. Es sei ausserdem der Beschreibung des genannten Forschers entnommen, dass die langen Borsten, die von den verkürzten Blüthenständen radial nach der Peripherie strahlen, sterile Axenorgane, Spindeln, sind, welche an ihrer Basis die Aehrchen tragen. Zur Zeit der Fruchtreife bricht der kugelige Fruchtstand vom abgetrockneten Stengel ab und wird ein Spiel des Windes; rollend und tanzend schnellt er auf der glatten Sandfläche dahin und lässt dabei seine Früchte herunterfallen.

Spinifex squarrosus gehört, wie gesagt, in der Wachsthumsweise seiner vegetativen Organe zu dem gewöhnlichsten und charakteristischsten Typus. Bei manchen anderen kleineren Gewächsen, die hauptsächlich geschütztere Standorte bewohnen, finden wir einfachere und weniger vollkommene Vorrichtungen. Besonders häufig ist die Bildung einer tiefen, pfahlförmigen Hauptwurzel und einer flach ausgebreiteten Rosette, aus deren Blattaxe kriechende, aber nicht wurzelnde Seitenprosse entspringen. Solche Pflanzen sah ich namentlich im Windschatten der Dünen, wo

[1]) I p. 135 u. f. Eine Abbildung des Fruchtstands einer Spinifex-Art bei Hackel, Gramineae p. 39.

sie nur wenig der Gefahr ausgesetzt sind, von herangewehtem Sande bedeckt und hiermit zu Grunde gerichtet zu werden — einer Gefahr, welcher die Arten des Spinifex- und Pescapraetypus meist nicht ausgesetzt sind, wenn auch manche ihrer Blätter oder Blattbüschel vergraben werden. Solche Wachsthumsweise sah ich z. B. bei Indigofera enneaphylla, Euphorbia thymifolia, E. pilulifera, Sida carpinoides, Aeschynomene indica etc., Arten, die zum Theil auch auf gewöhnlichem Boden, an trockenen, offenen Stellen vorkommen.

Einen Typus ganz anderer Art endlich bilden die Pandanus-Arten des offenen Strandes, von welchen einzelne extreme Formen (Pandanus labyrinthicus) sich in ihrem Wuchs den Rhizophora-Arten anschliessen. Es handelt sich in der That in beiden Fällen, so ungleich das Substrat auch ist, um die Befestigung in einem lockeren beweglichen Boden an einem dem Winde ausgesetzten Standorte. Wir finden nämlich bei Pand. labyrinthicus und einigen anderen Formen, ausser den der ganzen Gattung zukommenden Stelzen, auch zahlreiche, von den Aesten herabwachsende Wurzeln, die die Krone im Substrat festankern.

Dass einige Arten keinem der erwähnten Typen angehören und ein weniger auffallendes Gepräge tragen, macht der Gesammtphysiognomie keinen Eintrag. So ist z. B. Euphorbia Atoto, mit ihrem von Wachs überzogenen, fleischigen Laube, ihren biegungsfesten Stengeln und tiefen, zähen Wurzeln zur Lebensweise an offenen Stellen am Meere vollkommen geeignet; ähnliche Formen kommen aber auch im Binnenland an trocknen Stellen vor.

Zur Vervollständigung des Bildes sei, wie für die Mangrove, die Schilderung einer vom Verf. besuchten Dünenlandschaft, und zwar aus dem südjavanischen Strandgebiet, hinzugefügt.

Dünenlandschaft bei Wodjo. Februar 1890.

Die Dünen bieten im Wesentlichen dasselbe Bild, wie z. B. diejenigen der belgischen Küste: Sandhügel, parallel dem Meere

gestreckt, durch sanfte Thäler von einander getrennt. Wie dort, nimmt der Pflanzenwuchs seewärts ab und ist in nächster Meeresnähe nur noch sehr dürftig.

Die äussersten Hügel sind spärlich bewachsen. Vorherrschend ist Spinifex squarrosus, dessen leichte kugelige Fruchtstände mit tanzender Bewegung vor dem Winde fortrollen, bis ihre Strahlen abgenutzt werden; dann sind sie nur noch schwer beweglich und herangewehter Sand macht ihrer Wanderung ein Ende. Neben Spinifex, aber vor demselben zurücktretend, zeigt sich die in ihrer kriechenden Lebensweise ähnliche Ipomoea pes caprae. In zahlreichen Exemplaren zeigte sich dazwischen eine prächtige Cyperacee (Fimbristylis dasyphylla Miq.), [1]) deren auf dem Boden kriechende und durch zahlreiche Wurzeln befestigte vegetative Sprosse dicht gedrängte silberglänzende Blätter erzeugen. Mehr rundliche Gruppen bildet die beinahe stets im Sande halb vergrabene Isolepis armerioides Miq., [1]) eine Cyperacee mit schmalen, harten Blättern. Vereinzelt zeigt sich eine stattliche Asclepiadee (Calotropis gigantea) und die auf den sandigen indischen Küsten allverbreitete Euphorbia Atoto, beide mit bläulich bereiftem Laube. Ausser den genannten Arten wachsen auf dem flachen Strande und den äusseren Abhängen der Dünen nur noch eine gelbblüthige Papilionacee (Crotalaria sp.) und eine kriechende, aber nicht wurzelnde Rubiacee (Spermacoce sp.). Die Gipfel sämmtlicher Hügel sind von einem zwergartigen, zur Zeit weder Blüthen noch Früchte tragenden Pandanus eingenommen.

Gleich hinter den ersten Hügeln, und um so mehr, je mehr man sich vom Meere entfernt, werden die Arten zahlreicher. An geschützten Stellen, im Windschatten der Dünen, ist der Boden sogar von einem dichten Teppich kleiner Kräuter und Sträucher mit auffallend tiefen Wurzeln und flach ausgebreiteten Sprossen eingenommen. Sie sind alle so kleinblätterig und meist im Habitus

[1]) Nach gefälliger Bestimmung des Herrn Dr. Boerlage.

so ähnlich, dass man erst bei näherem Zusehen sich überzeugt, dass ziemlich zahlreiche Arten vorhanden sind. Leider sind in Folge der grossen Hitze die meisten der gesammelten Exemplare unbrauchbar geworden. Die nach Europa mitgebrachten Arten wurden von Herrn Dr. Boerlage als Indigofera enneaphylla L., Sida carpinoides D. C., Euphorbia pilulifera L., Euphorbia thymifolia Burm. bestimmt. Ausserdem waren häufig eine gelbblüthige Leguminose mit feingefiedertem Laube, wohl identisch mit der von mir auf den Dünen von Tjilatjap gesammelten Aeschynomene indica und ein ihr in seinen vegetativen Theilen habituell ähnlicher Phyllanthus.

Die innersten sehr flachen Dünen sind gleichmässig dicht bewachsen und dienen den zahmen Büffeln des benachbarten Dorfes als Weide; der natürlichen Dünenvegetation, welche, soweit sie in ihrem stark angefressenen Zustande erkennbar ist, wesentlich aus den gleichen Arten besteht wie am äusseren Rande der Formation, sind verschiedene gewöhnliche Unkräuter, die vom Vieh unberührt bleiben, beigemengt, wie Leucas linifolia, Stachytarpha indica, Bryophyllum calycinum etc. Hie und da erhebt sich aus dem Boden ein stattliches, zur Zeit nicht blühendes Zwiebelgewächs (Crinum asiaticum?), und der erwähnte strauchige Pandanus bildet mit einem milchenden, blattlosen, succulenten Strauche kleine Dickichte.

Noch weiter landeinwärts wird der Boden tiefer und sumpfig und ist von Reisfeldern eingenommen. Die Grenze zwischen dem Sandboden der Dünen und dem tiefen Schlamm der Reisfelder ist eine scharfe.

5. Verbreitung der indomalayischen Strandformationen.

Die Formationen, die im Vorhergehenden geschildert worden sind, kommen, soweit meine Beobachtungen und die Angaben der solche Verhältnisse meist kaum berücksichtigenden Litteratur

bieten, an der Küste Asiens von der Indusmündung bis gegen Canton, auf den benachbarten Inseln von Ceylon bis zu den südlichen Liukiu vor; in der Nähe der Nordwest- und der Nordostgrenze werden die Formationen viel artenärmer. Ferner findet man ähnliche Formationen, jedoch von meist geringerem Formenreichthum, auf Neu-Guinea und den benachbarten Inselgruppen, im tropischen Australien, auf den polynesischen Inseln, mit Ausnahme der am weitesten nach Osten gelegenen, wie die Marquesas- und Sandwich-Inseln, auf den Seychellen, den Mascarenen, Madagascar und der tropisch afrikanischen Ost-Küste (vgl. die Karte).

Die Nordostgrenze der Mangrove als selbständige Formation dürfte in Süd-Liukiu liegen (Iriomotte 25° N. B.), wo die Photographie, die auf unserer Tafel II reproducirt ist, von Herrn Dr. Warburg aufgenommen wurde; hochwüchsige Mangroven hat der erwähnte Forscher und Reisende weiter nördlich nicht gesehen. Auf Iriomotte besteht der Mangrovewald aus Bruguiera gymnorhiza und Rhizophora mucronata; auch Sonneratia acida kommt vor, und Herr Dr. Warburg ist überzeugt, dass Avicennia officinalis ebenfalls Süd-Liukiu erreicht. In vereinzelten, nicht zur Mangrove zusammentretenden Exemplaren hat Döderlein Rhizophora mucronata noch in Süd-Japan beobachtet (Kagoshima 32°). Diese Art ist somit diejenige, die sich in nordöstlicher Richtung am meisten vom Wendekreis entfernt. Kandelia Rheedii erreicht Nord-Formosa (Warburg), die übrigen Mangrovepflanzen überschreiten den nördlichen Wendekreis nicht und erhalten meist bedeutend südlich von demselben ihre Nordostgrenze.

Die Südostgrenze der Mangrove-Rhizophoraceen liegt in Queensland, wo dieselben den Wendekreis nicht zu überschreiten scheinen. Aegiceras begleitet Avicennia bis Neu-Süd-Wales. Letztere allein ist im nördlichsten Neu-Seeland vertreten, kommt aber merkwürdigerweise noch auf der Chatham-Insel bei 44° S. B. vor, die höchste Breite, die von der Mangrove erreicht wird.

Die Nordwestgrenze gemischter, Rhizophoreen führender Man-

grove liegt in Asien an der Mündung des Indus. Ueber letztere hinaus wächst nur noch Avicennia, längs der Küste Belutschistans, Persiens (?) und Arabiens bis zum Sinai.

An der afrikanischen Küste des rothen Meeres ist die Mangrove nördlich vom 16. ° N. B. nur von Avicennia officinalis gebildet; an den Ufern der in dieser Breite befindlichen Dahlak-Inseln und der benachbarten Küste Abessiniens, bei Massauah, zeigt sich zum ersten Male, nach Schweinfurth, Rhizophora mucronata. Ueber das Vorkommen von Mangrove an der Somaliküste ist mir nichts bekannt. Südlich vom Aequator tritt dieselbe in grosser Ueppigkeit und Formenreichthum auf, um erst in Natal, bei ca. 30 ° S. B., aufzuhören. Noch in der Nähe ihrer Südgrenze zeigt sie gemischten Charakter (Avicennia, Bruguiera gymnorhiza, Rhizophora mucronata).

An der Westküste Amerikas erstreckt sich die Mangrove, nach dem Drude'schen Atlas, von Süd-Californien (25 ° N. B.) südlich nur bis zum 4. ° S. B., an der Ostküste hingegen von Florida (27—28 ° N. B.) bis zur Insel Sta. Catharina (27 ° S. B.), wo ich sie selbst beobachtete, und wo sie dichte, wenn auch nicht mehr hohe Gebüsche bildet. Die Nordgrenze der amerikanischen Mangrove liegt übrigens nicht auf dem Continent, sondern auf Bermuda, bei 32 ° N. B.

Ueber die Verbreitung der mit der amerikanischen übereinstimmenden westafrikanischen Mangrove bin ich nicht unterrichtet.

Die Mangrove als Formation überschreitet, dem Gesagten nach, nur an wenigen Punkten und mit wenigen Arten die Wendekreise; in der Nähe der Grenze bildet sie nur noch ein niederes Buschwerk; endlich löst sie sich gleichsam auf. Einige Arten kommen noch in vereinzelten Individuen in Gegenden vor, wo die Mangrove als Wald- oder Gebüschformation nicht mehr existirt.

Bei der Verbreitung der Mangrove in nördlicher oder süd-

licher Richtung spielt die Temperatur, und zwar, wie das Vorkommen von Mangrovepflanzen auf Inseln in Breiten zeigt, wo sie an den Küsten der Continente fehlt, vornehmlich die Winterkälte die maassgebende Rolle.[1]) Die innerhalb der Wendekreise befindlichen Lücken lassen sich aber nicht auf diesen Factor zurückführen. Dagegen zeigen die Regenkarten einen unverkennbaren Zusammenhang zwischen der Verbreitung der Mangrove und der Menge der Niederschläge. Wie die beiden anderen charakteristischen Pflanzengenossenschaften der Tropen, die Epiphyten und die Lianen, ist auch diejenige der Mangrovegewächse — hier deckt sich der Begriff der Genossenschaft nahezu mit demjenigen der Formation[2]) — sehr regenbedürftig.

Bei der eigenartigen Lebensweise der Mangrovegewächse, die ein Austrocknen des Substrats ganz ausschliesst, mag beim ersten Blick eine solche Abhängigkeit von der Regenmenge schwer begreiflich erscheinen. Bedenkt man jedoch, dass die Mangrove ihre üppigste Entwickelung an Flussmündungen erlangt, so wäre es schon verständlich, dass sie in jenen trockenen Gebieten, die nur unbedeutende Wasserläufe besitzen, zurückträte. Die Bedeutung grosser Flüsse ist in der That eine grosse, wie das Vorkommen typischer Mangrove an der in einem sehr trockenen Gebiete befindlichen Indusmündung zeigt. Für das Gedeihen der Mangrove ist es jedoch nicht nothwendig, dass, wie es häufig irrthümlich behauptet wird, das Seewasser durch Süsswasser verdünnt sei; dieses scheint allerdings in trockeneren Gebieten der Fall zu sein, aber nicht in den regenreichen, wie aus dem Vorkommen von Mangrove an Küsten ohne Flüsse, namentlich auch auf

[1]) Vgl. darüber Hann's Atlas der Meteorologie. Januar- und Juliisothermen.

[2]) Die Parasiten und Epiphyten der Mangrove gehören zur Formation der Mangrove, aber nicht zur Genossenschaft der Mangrovepflanzen, die vereinzelt wachsenden Mangrovepflanzen zur Genossenschaft, aber nicht zur Formation.

Koralleninseln zeigt. Zieht man aber die Wirkung concentrirter Salzlösungen auf die grünen Zellen, die wir im ersten Abschnitt dieser Arbeit beschrieben haben, in Betracht, so wird das Fehlen der Mangrove in sehr regenarmen Gebieten durchweg verständlich erscheinen. Auf den Koralleninseln der Javasee und an anderen zahlreichen Küsten ist die Luft feuchter, die schädliche Gluth der Sonnenstrahlen durch den reichen Wasserdampfgehalt der Luft geschwächt und während der nahezu täglichen Regenfälle neutralisirt, während an trockenen Küsten die Luft, wenigstens in höheren Schichten, weit trockener ist, die Sonnengluth daher kräftiger und andauernder, die Temperatur höher, so dass anstatt der während des Regens eintretenden Verdünnung des Zellsafts eine ununterbrochene Zunahme der Concentration desselben stattfindet.

Die Existenzbedingungen der Mangrove erklären uns, wie ich glaube, die grossen Lücken in ihrer Verbreitung an der asiatischen und amerikanischen Küste. Die Mangrove bietet aber noch manche andere pflanzengeographische Probleme dar, deren Lösung weit schwieriger erscheint. So kann man sich fragen, warum sie in Asien so viel artenreicher ist, als in Amerika, wo sie sich nur aus vier Arten, wovon zwei zum selben Genus gehörig und nahe verwandt sind, zusammensetzt. Ungünstige Existenzbedingungen bietet die amerikanische Küste, mit ihren mächtigen Aestuarien und zahlreichen Lagunen gewiss nicht; dieses geht übrigens aus dem üppigen Wachsthum ihrer Mangroven zur Genüge hervor. Die Antwort der Frage ist, wie ich glaube, auf ganz anderem, nämlich historischem Gebiete zu suchen. Die asiatische Mangrove besitzt mindestens neun Rhizophoraceen in vier Gattungen, die amerikanische nur eine Art, die mit einer der asiatischen nahe verwandt ist. Schon dieses spricht dafür, dass die Heimath der Rhizophoraceen der Mangrove in Asien, oder doch in der östlichen Hemisphäre liegt. Ausserdem werde ich in einem späteren Paragraphen (S. 93) zeigen, dass die Merk-

male, welche die amerikanische Rhizophora Mangle vor der asiatischen Rh. mucronata auszeichnen, auf eine Ableitung jener von dieser oder einer ähnlichen Urform, nicht umgekehrt, hinweisen. Endlich sind die nächsten binnenländischen Verwandten der Rhizophoraceen der Mangrove, die Gattungen Carallia, Gynotroches, Crossostyles etc. sämmtlich gerontogäisch.

Auch Avicennia dürfte asiatischen Ursprungs sein. Dafür spricht die ausserordentliche Polymorphie der asiatischen Art, das Auftreten von Formen, die sich bald der einen, bald der anderen der beiden amerikanischen Arten nähern, während diese, obwohl auch nicht ganz constant, namentlich was die Blattform betrifft, doch bei weitem nicht solche Schwankungen zeigen.

Die, wie ich glaube, unzweifelhafte Thatsache des asiatischen Ursprungs der Rhizophora Mangle genügt schon, um uns den Unterschied im Artenreichthum zwischen der asiatischen und der amerikanischen Mangrove zu erklären. Ohne Rhizophora kann keine typische Mangrove gebildet werden; ihre Arten sind die Pioniere, die den Boden für andere Arten vorbereiten. Höchstens könnte man der in Amerika ganz fehlenden Sonneratia alba ebenfalls eine gewisse, jedoch untergeordnete Rolle einräumen. Die übrigen Arten mögen selbständig am Rande von Binnenlandlagunen oder von geschützten Buchten auftreten, in der typischen an offenen Stellen befindlichen, dem Wellenschlag ausgesetzten Mangrove treten sie erst dann auf, wenn die Rhizophoreen, spec. die Arten von Rhizophora, den Boden befestigt und erhoben haben und den Anprall der Wellen brechen. So konnte die indische Mangrove mit ihren zahlreichen Rhizophoreen bereits eine bedeutende Entwickelung besitzen; eine Anzahl anderer Pflanzentypen konnten sich an die Lebensweise in derselben angepasst haben, als die amerikanische Mangrove noch nicht existirte. Die für diese allein charakteristische Gattung Laguncularia ist nicht vivipar und weicht weniger tief von ihren Verwandten ab,

als die Rhizophoreen, Aegiceras, Sonneratia, Scyphiphora, Nipa, Avicennia.

Die polymorphe und schwer zu begrenzende Nipaformation ist in ihrer typischen Form ausschliesslich tropisch-asiatisch und tropisch-australisch; sie schliesst sich bezüglich ihrer Grenzen der Mangrove an.

Die Barringtoniaformation überschreitet, ähnlich wie die Mangrove, die Grenzen Asiens und Australiens nach Polynesien und nach Afrika hinaus und schliesst sich in ihrer Verbreitung dieser nahe an. Ihre Ansprüche an ein regenreiches Klima scheinen ähnliche zu sein. Ueber die Grenzen der Formation, oder eines aus Halophyten bestehenden Strandwaldes oberhalb der Fluthlinie überhaupt, ist mir Genaues nicht bekannt. Unzweifelhaft entfernt sie sich nicht mehr von den Wendekreisen, als die Mangrove. Mehrere ihrer typischen Arten erreichen, nach brieflichen Mittheilungen von Herrn Dr. O. Warburg, Süd- und Mittel-Liukiu (Terminalia Katappa, Pemphis acidula, Tournefortia argentea, Calophyllum inophyllum, Pongamia glabra, Pandanus sp. etc.), sowie die Bonin-Inseln (27 ° — Hibiscus tiliaceus, Sophora tomentosa, Pandanus sp., Calophyllum inophyllum, Terminalia Katappa, Hernandia peltata, sowie einige Sträucher und Kräuter), wo die Mangrove dagegen fehlt. Cocos nucifera fand derselbe Reisende noch in Okinawa (Mittel-Liukiu, 26 ° 30) als nördlichstem Punkt, aber mit reifen Früchten, schon nicht mehr in Süd-Formosa; Cerbera Odollam kommt noch in Nord-Formosa vor. Einige Sträucher gehen etwas weiter nach Norden (Scaevola Koenigii bis Nord-Liukiu, Vitex trifolia bis Süd-Japan). Diese Grenzen sind auch diejenigen eines irgendwie reichen Vorkommens und üppigen Gedeihens von Holzgewächsen auf dem Strande. Die temperirten Holzgewächse des Strandes, die weiter nördlich auftreten, sind spärlich, meist krüppelhaft und treten nicht zu Wald oder Gebüsch zusammen. Auch nach Süden wird von den meisten Arten der Barringtoniaformation der Wende-

kreis kaum überschritten, ohne dass dieselbe durch einen aus mesothermischen Holzgewächsen bestehenden Strandwald ersetzt werde.

Ueber das Vorkommen einer der Barringtonia entsprechenden Waldformation im tropischen Amerika bin ich wenig unterrichtet. Ich habe auf meinen dortigen Reisen diese Frage nicht berücksichtigt. Am ehesten würde man wohl daran denken, die brasilianische Restinga damit zu vergleichen. Dieselbe stellt stets ein niederes Gebüsch, höchstens mit vereinzelten höheren Bäumen dar — ein Bild, das die Barringtonia manchmal, aber keineswegs immer bietet, — und ist, wie mir Dr. Schenck mittheilt, für ihre Verbreitung nicht an den Salzgehalt des Bodens gebunden, sondern geht stellenweise tief ins Binnenland hinein, so z. B. bei Pernambuco.

Die Pescapraeformation allein schliesst sich biologisch den Formationen der temperirten Küsten enge an und hat mit der Flora dieser auch manche Arten gemein. Ein näheres Eingehen auf die Verbreitung der übrigen Arten würde wenig Interesse bieten.

Anhang.

Zur Diagnostik einiger Mangrovepflanzen.

Die Mehrzahl der Arten der Mangrove sind durch bedeutende Polymorphie ausgezeichnet und, wie es scheint, in den Herbarien nur unvollkommen vertreten, so dass über die Begrenzung der einzelnen Arten die Ansichten weit auseinander gehen und die Synonymie, namentlich bei den Rhizophoraceen, ein wahres Chaos darstellt. Beobachtungen an Ort und Stelle sowie die Untersuchung vollständigen, gut erhaltenen Alcoholmaterials haben mich, wie ich glaube, in den Stand gesetzt, in einige Gattungen etwas Klarheit zu bringen, was für die geographische Verbreitung der Arten nicht ohne Bedeutung war. Ich gebe hier nur die Resultate meiner Untersuchungen über die Arten; die Gattungen, die an dieser Stelle weniger Interesse

bieten, werden in meiner Bearbeitung der Rhizophoraceen in Engler's Natürl. Pflanzenfamilien eingehende Behandlung finden.

Rhizophora.

Sect. 1. **Mangle** Arn.

Dichasien in den Achseln noch vorhandener Blätter. Petala behaart.

Rhizophora mucronata Lam. (Taf. V Fig. 7—8). — Ueber die Synonymie vgl. Hooker, Flor. ind. Bd. II p. 435. Blätter zugespitzt. Dichasien langgestielt, wiederholt verzweigt. Blüthen gestielt, blass-gelb. Sepala schmal eiförmig. Frucht verkehrt eiförmig. Embryo schmal-keulenförmig, meist 50—60 cm, jedoch bis 1 m lang.

α. typica. Blätter mit 4—5 cm langem Stiel, 15—18 cm langer, 8—9 cm breiter Lamina. Sepala ca. 15 mm lang; Griffel 1 mm lang, dick, relativ tief gespalten, Narbenschenkel schwach divergirend. Frucht meist gekrümmt, ca. 5 cm lang und 3 cm dick. — Abbild. Wight, Icon. T. 238 (Frucht schlecht).

β. stylosa Griff. sp. Blätter, Inflorescenzen, Blüthen wie beim Typus, aber kleiner. Sepala ca. 12 mm lang. Griffel 5 mm lang, schlank, mit sehr kurzen, divergirenden Narbenästen. Frucht kleiner als beim Typus. — Abbild. Griffith Icones, T. 640. Blüthen grösser als in meinen Exempl.

Rhizophora Mangle L.

Blätter nur in der Knospe zugespitzt, später durch Abfallen der Spitze stumpfendig. Stiel ca. $1\frac{1}{2}$ cm lang, Lamina 7—10 cm lang, 3—4 cm breit. Dichasien (selten Trichasien) meist einfach, selten wiederholt verzweigt (Rh. racemosa Mey.). Sepala schmal dreieckig, 12 mm lang. Griffel 5 mm lang, tief gespalten, mit aufrechten Narbenschenkeln. Frucht cylindrisch, nach oben zu etwas verjüngt, ca. 3 cm lang und 12—15 mm dick. Embryo dünn-keulenförmig, ca. 30 cm lang. — Abbild. Jacquin l. c. Taf. 89, Engler, Flor. brasil. XII, 2. T. 90 etc.

Sect. 2. Aërope Arn.

Dichasien in den Achseln abgefallener Blätter. Petala kahl.

Rhizophora conjugata L. — Vgl. über die Synonymie Hooker, Fl. ind. Bd. II p. 435.

Blätter zugespitzt. Stiel $2—2\frac{1}{2}$ cm lang, Lamina lanzettlich, ca.

10 cm lang und 4 cm breit. Dichasien einfach, mit verkürzter, dicker, querrunzeliger Achse, sitzenden Blüthen. Kelchblätter breit-dreieckig, lederartig. Petala linealisch. Stamina 8—12. Frucht verkehrt-birnförmig, ca. $2^1/_2$ cm lang und $1^1/_2$ cm breit. Keim dick-keulenförmig, ca. 30 cm lang. — Abbild. bei Goebel l. c. (sub Rh. mucronata) und unsere Taf. V Fig. 3.

Bemerkungen zu den Rhizophora-Arten: Von den beiden scharf getrennten Typen der beiden Sectionen ist nicht anzugeben, ob der eine sich aus dem anderen entwickelt hat, oder ob sie die Endformen zweier gegen eine erloschene Urform convergirender Reihen darstellen. Es ist aber nicht daran zu zweifeln, dass wir in Rhizophora mucronata die vom Urtypus mehr abweichende Form zu erblicken haben. Sie ist vollkommener an die Lebensweise in der Mangrove angepasst als Rh. conjugata, bewohnt, wie wir gesehen haben, tiefere Stellen, welche der Rh. conjugata unzugänglich sind, und besitzt dementsprechend weit längere Keimlinge. Die Viviparie ist bei ihr am meisten ausgesprochen. Für diesen jüngeren Ursprung spricht aber noch eine andere Thatsache. Die Verwachsung der Cotyledonen, die bei Bruguiera nur schwach ausgeprägt ist, ist am vollkommensten bei Rh. mucronata und Rh. Mangle, bei welchen der Cotyledonarkörper nur noch einen in seiner Länge wechselnden, aber stets sehr kurzen, oder gar ganz fehlenden Spalt aufweist, während derselbe bei Rhiz. conjugata, wie Goebel zeigte, und Ceriops, wie ich fand — Kandelia habe ich nicht untersuchen können —, der ganzen Länge nach von einem wohlentwickelten Spalt durchzogen ist. Rhizophora Mangle ist mit Rh. mucronata nahe verwandt. Der Griffel weicht von der typischen mucronata nicht mehr ab, als derjenige der zu letzterer als Varietät gehörigen Rh. stylosa. Auf den kleinen Unterschied in der Fruchtform wird wohl Niemand grösseres Gewicht legen wollen. Die Blattspitze ist bei Rh. Mangle in der Knospe vorhanden, wird aber früh abgeworfen, was auf eine Ableitung der Rh. Mangle von einer Form mit Blattspitze, wie die beiden asiatischen Arten, hinweist. Durch die kleineren Keimlinge erscheint Rh. Mangle weniger vollkommen an die Lebensweise in der Mangrove angepasst; es ist aber wohl begreiflich, dass eine Züchtung besonders langer Keimlinge in der amerikanischen Mangrove, die nur aus drei Arten besteht, von welchen eine, Laguncularia racemosa, nur ganz untiefe Stellen bewohnt, unterblieb. Wir haben in Rhizophora Mangle entweder einen durch

mangelnde Zuchtwahl degenerirten Abkömmling der Rh. mucronata, oder eine Schwesterform derselben zu erblicken, deren gemeinsame Urform zugespitzte Blätter besass. Dass diese Urform, möge sie mit der jetzigen Rh. mucronata identisch gewesen sein oder nicht, der östlichen Tropenflora, wohl der indo-malayischen angehörte, ist bei dem Umstande, dass die verwandten Gattungen, wie ich in den Natürlichen Pflanzenfamilien zeigen werde, gerontogäisch sind, nicht zu bezweifeln.

Ceriops.

Die Diagnosen der beiden Arten dieser Gattung sind unvollständig und theilweise unrichtig, so dass es mir zweckmässig erscheint, dieselben hier, wie ich sie auf Grund genauer Untersuchung aufgestellt habe, mitzutheilen.

Ceriops Candolleana Arn. Buschiger Strauch, angeblich auch kleiner Baum. Blätter gestielt; Stiel $1^1/_2$—2 cm lang; Lamina verkehrt eiförmig bis spatenförmig. 5—6 cm lang und $2-2^3/_4$ cm breit, am Ende schwach ausgerandet oder gerundet. Inflorescenz meist locker. Petala schwach zweilappig, an der Basis schwach behaart, mit einem fadenförmigen Fortsatz in der Einbuchtung und einem eben solchen am Gipfel eines jeden Lappens. Anthere ca. $^1/_4$ so lang wie der Staubfaden, stumpf. Frucht kegelförmig, rauh. Hypocotyl keulenförmig, gerippt.

Ceriops Roxburghiana Arn. Strauch. Blätter gestielt; Stiel ca. $1^1/_2$ cm lang; Lamina breit elliptisch, ca. 6 cm lang und $3^1/_2$ cm breit, am Gipfel ausgerandet oder gerundet. Inflorescenz meist knäuelartig, dicht. Petala am Gipfel unregelmässig zerschlitzt und in zahlreiche fadenförmige Fortsätze aufgelöst. Anthere ebenso lang wie der Staubfaden; Pollensäcke kürzer als das Connectiv, das als scharfe Spitze hervorragt. Frucht kegelförmig, rauh. Hypocotyl keulenförmig, gerippt.

Bruguiera.

In Bezug auf die Begrenzung und Synonymie der zu der Untergattung Mangium vereinigten Formen herrscht eine chaotische Unordnung, an welcher Blume wohl allein die Schuld trägt. Wer über gutes Material verfügt, wird sich leicht überzeugen, dass die Untergattung nur zwei, etwas, aber nicht in sehr hohem Grade variable

Arten enthält, die z. B. von Henslow in Hooker, Flor. ind. richtig, wenn auch unvollständig diagnosticirt sind.

Bruguiera gymnorhiza Lam. (Frucht: Taf. V Fig. 1) non Benth., Flor. austr. Syn.: Bruguiera Rheedii Wight, Icones Taf. 239; Miquel, Flor. ind.-bat.; Bentham, Flor. austral. non Blume, in sched. Herb. Lugd. bat.; Brug. Rumphii Bl., non Hensl. in Hook., Fl. ind., Brug. Wightii Bl., Brug. Zippeliana Bl.

Baum mit schirmförmiger Krone oder stattlicher buschiger Strauch. Blätter breit-lanzettlich, dick-lederartig am Rande, namentlich im trockenen Zustande, gebogen. Stiel 3—5 cm lang, Lamina 10—18, meist ca. 15 cm lang und $4\frac{1}{2}$—$5\frac{1}{2}$ cm breit. Blüthen axillär, einzeln, gestielt, nickend. Hypanthium 20—25 mm lang, glatt, scharlachroth. Kelchblätter 10—12, schmal, fleischig, nach der Mitte etwas gekrümmt, ungefähr gleich lang wie das Hypanthium. Petala kürzer als der Kelch, strohartig, bräunlich, tief-zweilappig, mit einer langen Borste in der Einbuchtung und 3—4 langen, meist eingerollten Borsten am Gipfel eines jeden Lappens, unten oder der ganzen Länge nach am Rande behaart. Fruchtknoten zweifächerig. Frucht glockig, glatt. Keimling cigarrenförmig, 20—25 cm lang, höchstens 2 cm dick, cylindrisch, undeutlich flach gerippt, im unteren Theile meist etwas dicker als im oberen, an der Basis zugespitzt, braun-roth gefärbt. Vier an der Basis etwas verwachsene Cotyledonen. — Abbild.: Wight, Icones Tab. 239 A (Brug. Rheedii), Baillon, Hist. des Plantes VI p. 287.

Bruguiera eriopetala W. et Arn. — (Taf. V Fig. 2.) Wight, Icones Taf. 239 B.; Hensl. in Hooker, Fl. indica II etc. Syn.: Bruguiera parietosa Griff., Br. Rheedii Blume in Herb. Lugd. Bat. non auct., Br. Rumphii Hensl. in Hook., Fl. ind. non Bl.; Br. gymnorhiza Benth. in Fl. austral. non Lam.; Br. cylindrica Bl.?; Br. oxyphylla Miq.

Grosser, buschiger Strauch oder, angeblich, kleiner Baum. Blätter breit-lanzettlich, lederartig, flach; Stiel 2—3 cm lang; Lamina 8—12 meist 10 cm lang und 4—6 meist 5 cm breit. Hypanthium 12—15 mm lang, meist scharlachroth, zuweilen grünlich, gerippt. Kelchblätter ca. 25 mm lang, schmal, fleischig, gerade oder nach der Mitte gebogen. Blumenblätter strohartig, braungelb, tief zweilappig, mit einer langen Borste in der Einbuchtung, ohne Borste oder mit einer einzigen solchen am Gipfel jedes Lappens, am Rande gleichmässig dicht behaart. Frucht glockenförmig, gerippt. Keimling spindelförmig, 6—8 cm lang, 2 cm

dick, braunroth oder grünlich. Vier an der Basis verwachsene Cotyledonen. — Abbild. Griffith, Icones Tab. 641. (Br. parietosa), Wight. Icones Tab. 639 B.

Bruguiera parviflora W. et A. (Taf. V Fig. 4). Kleiner schlanker Baum mit länglicher, heller Krone. Blätter lanzettlich, flach, fleischig; Stiel ca. 2 cm lang; Lamina meist ca. 9 cm lang und 3 cm breit. — Blüthen in axillären, cymösen, wenigblüthigen Inflorescenzen, unscheinbar, grünlich. Blüthenstiel mindestens ebenso lang wie das Hypanthium; Hypanthium ca. 1 cm lang und 3 mm dick, gerippt, gelblichgrün. Kelchblätter 8—9, ca. 2 mm lang, Petala kürzer als der Kelch, bräunlich. Fruchtknoten zweifächerig. Frucht prismatisch, stark gerippt, ca. 25 mm lang. Kelchblätter dem Keimling angedrückt. Keimling gerade, bis 30 cm lang, ca. 7 mm dick, cylindrisch, schwach querrunzelig, dunkelgrün oder bräunlichgrün. Zwei an der Basis verwachsene Cotyledonen.

Bruguiera caryophylloides Bl. (Taf. V Fig. 5.) Syn.: Br. malabarica? Strauch (oder auch kleiner Baum?), mit hellgrünen fleischigen, elliptischen Blättern. Blattstiel 2—3 cm lang, Lamina meist 7—10 cm lang und 2—3 cm breit, zuweilen jedoch grösser. Blüthen zu dreigliedrigen, cymösen, axillären Inflorescenzen vereinigt; Stiel der Einzelblüthen viel kürzer als das Hypanthium; Hypanthium trichterförmig, ca. 6 mm lang, blassgrün. Kelchblätter ca. 5 mm lang; Corollen viel kürzer als der Kelch; Blumenblätter zweilappig, mit einer Borste in der Einbuchtung, drei oder vier Borsten am Gipfel jedes Lappens und einigen Haaren am Rande. Fruchtknoten dreifächerig. Frucht glockig, glatt, blassgrün, mit radienartig ausgespreizten, etwas zurückgebogenen Kelchblättern. Keimling glatt, blassgrün, von wechselnder Länge, aber stets viel kürzer und etwas dicker als bei B. parviflora. Drei an der Basis verwachsene Cotyledonen.

Lumnitzera.

Die beiden indo-malayischen Arten dieser Gattung sind meistens sehr unvollkommen beschrieben, und es sind sogar Zweifel an ihrer Selbständigkeit erhoben worden (Hook., Fl. ind. II), obwohl sie sehr wohl charakterisirt sind. Richtige Diagnosen hat Bentham in der Flora austral. gegeben. Ich habe auf Grund von frischem und von Alcohol-Material folgende Beschreibungen entworfen:

Lumnitzera coccinea W. et A. Kleiner Baum mit schirmförmiger Krone (oder Strauch, Benth.), mit spatelförmigen, ca. 4—5 cm langen, $1\frac{1}{2}$—2 cm breiten, undeutlich gekerbten, ausgerandeten, fleischigen, völlig kahlen Blättern. Blüthentrauben terminal an kurzen, dicht beblätterten Seitenästen. Hypanthium ca. dreimal so lang als breit, an der Basis etwas abgeplattet, in den ca. 5 mm langen Stiel verjüngt. Kelchblätter löffelförmig. Petala aufrecht, roth, kaum halb so lang als die Staubgefässe, so dass die Inflorescenz ein bürstenartiges Aussehen besitzt. Drupa glatt, mit nach Innen gebogenen Kelchblättern.

Lumnitzera racemosa Willd. Strauch mit ähnlichen Blättern wie vorige Art. Blüthentrauben langgestreckt, axillär. Hypanthium ca. 2 mal so lang als breit, etwas abgeplattet, in den 1—2 mm langen Stiel ziemlich plötzlich verjüngt. Kelchblätter flach. Petala zurückgebogen, weiss, nahezu ebenso lang wie die Staubgefässe. Drupa im oberen Theile deutlich gerippt, mit aufrechten Kelchblättern.

Sonneratia.

Diese sehr polymorphe Gattung bedarf einer gründlichen Revision, für welche hinreichendes Material mir nicht zur Verfügung steht. Leicht kenntlich sind S. alba und S. apetala, dagegen herrscht im Formenkreis der S. acida grosse Verwirrung. Miquel trennt auf Grund der Blattform, des mehr rundlichen oder mehr eckigen Querschnitts der Zweige und der Zahl der Kelchblätter und Petala folgende Arten von S. acida ab: S. Pagatpat Blanco, S. obovata Blume, S. evenia Bl., S. lanceolata Bl., während Hooker dieselben mit S. acida vereinigt. Meine von Java mitgebrachten, zu diesem Formenkreis gehörigen Exemplare gehörten theils unzweifelhaft zur ächten S. acida (Pasoeroean in Ost-Java) theils ebenso unzweifelhaft zu S. lanceolata (Priok).

Avicennia.

Grosse Confusion herrscht ebenfalls in der Artenabgrenzung dieser Gattung. Abgesehen von der Griffith'schen Av. intermedia, welche nur dem Namen nach bekannt ist, werden fünf „Arten“ von Avicennia beschrieben: Av. nitida Jacq., africana P. de Beauv., tomentosa Jacq., officinalis L. und alba Bl.

Ich habe die Avicenniaformen an den verschiedensten Punkten der amerikanischen und asiatischen Küsten in zahllosen Exemplaren lebend beobachtet, das reichliche mitgebrachte Alcoholmaterial näher

untersucht und mit den zahlreichen Exemplaren des Berliner Herbarium verglichen und bin dabei zur Ansicht gelangt, dass man drei Arten von Avicennia unterscheiden muss: Av. nitida Jacq., tomentosa Jacq. und officinalis L. Av. africana ist nicht einmal als eine Varietät oder irgendwie ausgezeichnete Form von Av. nitida zu betrachten. Ebenso ist Av. alba Bl., wie es die meisten Autoren thun, als Varietät mit Av. officinalis zu vereinigen; letztere ist ausserordentlich polymorph. Dagegen ist die Ansicht Bentham's, dass Av. tomentosa Jacq. von Av. officinalis specifisch nicht unterscheidbar sei, unrichtig und nur durch den Umstand erklärlich, dass Bentham nur trockenes Material zur Verfügung stand. Die Merkmale, auf Grund welcher eine specifische Unterscheidung beider Arten durchführbar ist, sind bis jetzt nie berücksichtigt worden. Ich habe folgende Diagnosen der drei Arten festgestellt:

Avicennia tomentosa Jacq. Corolle weiss, inwendig kahl. Narbe subsessil. Frucht auf dem Baume aufspringend, Fruchtschale aber erst nach der Bewurzelung der Keimlinge abgestreift. Hypocotyles Glied nahezu ebenso lang als das innere Cotyledon, beinahe der ganzen Länge nach behaart, meist ohne sichtbare Seitenwurzeln in der Frucht. Plumula mit dem blossen Auge kaum sichtbar. — Verbreitung: trop. Süd-Amerika.

Avicennia nitida Jacq. Wie vorige, aber Corolle inwendig behaart und Griffel ebenso lang wie die Staubgefässe. — Verbreitung: Florida bis Venezuela. Von weiter südlich gelegenen Gebieten mir nicht bekannt.

Avicennia officinalis L. Corolle ockergelb inwendig meist (oder immer?) kahl. Griffel bald ebenso lang wie der Fruchtknoten, bald sehr kurz (Av. alba Bl.). Frucht erst im Wasser aufspringend. Hypocotyles Glied höchstens halb so lang als das innere Cotyledon, nur auf eine kurze Strecke behaart, schon in der Frucht mit vorspringenden Seitenwurzeln und deutlicher Plumula versehen. — Verbreitung: Trop. und subtrop. Ost-Afrika, trop. und subtrop. Asien, Australien, Polynesien, Neu-Seeland.

Bei den beiden ersteren Arten sind die Blätter in Grösse, Form, Behaarung sehr wechselnd; wechselnd auch die Inflorescenz. Sie erreichen aber in Variabilität bei weitem nicht die Avicennia officinalis, einen wahren Proteus, der noch mehr polymorph ist als unsere Rubi und Hieracia. Hier variirt alles zwischen weiten Grenzen: Blattform,

Behaarung, Inflorescenz, Griffellänge, Grösse und Form der Frucht, Form und Menge der Haare des Hypocotyls. Einzelne Formen nähern sich der Av. tomentosa oder nitida, unterscheiden sich aber stets durch die gelben Blüthen, die kurzen hypocotylen Glieder, die geringere Länge der behaarten Zone.

Carapa.

Nicht weniger als bei den vorhergehenden Gattungen gehen die Ansichten über den systematischen Werth der verschiedenen asiatischen Formen dieser Gattung auseinander. Mein Material ist nicht reichlich genug, um hier Klarheit zu verschaffen. Entgegen der in neuerer Zeit sich geltend machenden Ansicht, dass es nur eine Art dieser Gattung gibt, kann ich jedoch nach Untersuchung an Ort und Stelle bestimmt die Existenz auf Java von zwei Arten behaupten, die bereits Rumphius klar unterschieden und richtig beschrieben hat. Ich bezeichne als Carapa moluccensis (Martahul latifolia Rumph.) eine in der Umgebung von Priok sowohl in der Mangrove, als auch auf festerem Boden häufige Form, die auch auf den Coralleninseln des Javameers vorkommt. Die Blättchen sind breit-eiförmig, lang zugespitzt, beinahe sitzend; die Früchte zeigen etwas schwankende Dimensionen und werden von Rumphius als von der Grösse des Kopfes eines dreijährigen Kindes bezeichnet, was jedenfalls das Maximum sein dürfte. In schlammigem Boden erzeugen die Wurzeln negativ-geotropische Seitenäste, ähnlich wie Sonneratia, Avicennia etc.

Die zweite Art, Carapa obovata, habe ich mit Sicherheit nur am Kindersee in Süd-Java, wo sie in der Mangrove häufig ist, welche Localität (Noesa Kambangan) auch bei Miquel angegeben ist, beobachtet. Es ist Martahul parvifolia von Rumphius. Sie hat weit grössere Früchte als die vorhergehende; Rumphius schreibt ihnen die Grösse des Kopfes eines erwachsenen Mannes zu; bei ihrer vollkommen kugeligen Gestalt sind solche Vergleiche etwas unklar; im frischen Zustande hatten die von mir gesehenen Früchte einen Durchmesser von ca. 15 cm. Die Blättchen sind verkehrt eiförmig, am Gipfel gerundet; die Wurzeln entbehren der negativ-geotropischen Seitenäste, ragen aber keilartig aus dem Schlamm hervor (vgl. p. 39).

III.

Die systematische Zusammensetzung der indo-malayischen Strandflora.

Ein vollständiges Verzeichniss der Arten, welche die indomalayische Strandflora zusammensetzen, zu geben, ist zur Zeit nicht möglich, einerseits weil in Hooker's Flora indica, der wichtigsten Quelle für eine solche Zusammenstellung, die Monocotylen, mit Ausnahme der Orchideen, noch nicht erschienen sind, andererseits, weil in dieser, wie in den übrigen englischen Colonialfloren, die Standorte häufig fehlen. Ich glaube jedoch, dass in der folgenden Liste keine der häufigeren oder interessanteren Arten vermisst werden wird.

Es war von Interesse, die systematische Zusammensetzung der indo-malayischen Strandflora mit derjenigen anderer Gebiete zu vergleichen. Auf Grund der vorliegenden Litteraturen war eine Berücksichtigung sämmtlicher Küstenfloren nicht möglich; ich habe mich daher damit begnügt, die Strandflora Australiens, Polynesiens, Neu-Seelands, Süd-Chinas, Japans, der Mascarenen, Europas, der atlantischen Staaten Nord-Amerikas und der englischen Antillen in Betracht zu ziehen. Die Strandflora des tropisch-afrikanischen Festlands wurde, so gut es ging, wegen ihres hohen pflanzengeographischen Interesses, mit berücksichtigt.

Verzeichniss der indo-malayischen Strandflora.

NB. Ein ? vor einem Namen bedeutet, dass ich von der Zugehörigkeit der betreffenden Art zu der eigentlichen, halophytischen Strandflora nicht sicher bin. — Die Bemerkung auch Binnenland soll bedeuten, dass die Art häufig auch auf gewöhnlichem Boden, also nicht bloss an salzreichen Standorten vorkommt. — Die Angaben über die Liu-kiu- und Bonin-Inseln verdanke ich zum grösseren Theile brieflichen Mittheilungen Herrn Dr. O. Warburg's. Die systematischen und pflanzengeographischen Werke, aus welchen diese Zusammenstellung entnommen ist, sind im Litteraturverzeichnisse angegeben. Die eingeklammerte Zahl nach dem Familiennamen ist diejenige der Arten.

Cycadaceae (ca. 90).

Cycas circinalis L. — Vorder- und Hinterind., Mal. Archip. (Auch Binnenland — Ost. Afr.)

— Rumphii Mig. — Hinterindien, Molukken.

Cycas Thouarsii gehört zur Barringtoniaformation in Madagascar.

Coniferae (ca. 340).

Einen nicht näher bestimmten Podocarpus habe ich als wohl nur zufälligen Bestandtheil der Strandvegetation bei Singapore gefunden. Pinus maritima Ait. wächst auf den Dünen der westeuropäischen Küsten. Juniperus macrocarpa Salzm. und oophora Kze. wachsen nach Willkomm auf dem Strande in Spanien, [1]), Junip. littoralis Maxim. in Japan.

Amentaceae (ca. 700).

Casuarina equisetifolia Forst. — Hinterind., Mal. Archip., N. Austral., (Polynesien, ost-afrikan. Inseln).

Eigentliche Amentaceen gehen der indischen Strandflora vollständig ab, abgesehen von der Salix tetrasperma Roxb., die gelegentlich in Birma auch in der Nipa auftreten soll. In Europa wachsen Salix arenaria und Myrica Gale manchmal, wenn auch keineswegs immer auf

[1]) Ob auch anderwärts?

den Dünen. Das gleiche gilt angeblich von Myrica cerifera in Nord-Amerika, wo ich sie wohl auf Felsen in der Nähe des Meeres in Massachussets, aber nicht auf Salzboden beobachtet habe. Quercus Phellos var. arenaria und Quercus virens var. maritima sollen ebenfalls Strandgewächse sein.

Piperinae.

Strandgewächse aus dieser doch gegen 1100 Arten zählenden Familiengruppe sind mir nicht bekannt.

Urticinae (ca. 1560).

Ficus rubricaulis Decne. — Neu Hannover.

Pipturus incanus Wedd. — Mal. Archip., Mal. Halbins?. (Polynesien, Seychellen). — Auch Binnenland.

Eine nicht bestimmte Feigenart habe ich auf dem Strand der Duizend Eilanden beobachtet. Ficus diversifolia, sonst ein Epiphyt der Urwälder, wächst als Strandpflanze bei Singapore und auf dem feuchten, salzreichen Boden der Solfataren Javas.

Centrospermae.

Polygonaceae (ca. 750).

Die Familie scheint der ostindischen Strandflora zu fehlen. Unter ihren Vertretern in der nördlichen temperirten Zone in Nord-Amerika, Europa, Japan befinden sich zahlreiche Halophyten, namentlich aus den Gattungen Polygonum und Rumex, die jedoch meist auch auf gewöhnlichem Boden vorkommen. Aus der temperirten Zone der südlichen Hemisphäre sind mir als Strandbewohner bekannt Mühlenbeckia adpressa Meissn. in Australien und Polygonum ephedroides in Neu-Seeland. Coccoloba uvifera ist ein charakteristischer Strandbaum an den Küsten von Florida, Central-Amerika, Guiana und West-Indien.

Chenopodiaceae (ca. 520).

Atriplex cinerea Poir. — Queensland (Extratrop. Austr., Neu Seeland).

— patula L. — Queensland (Eur., temp. Asien, extratrop. Austr. Auch Binnenland).

— humilis F. Muell. — Nord-Australien.

Arthrocnemum indicum Mag. — Vorderind., Mal. Archip. (auch Binnenl. Trop. O. u. W. Afr.).

Salicornia brachiata Roxb. — Vorderindien, Ceylon, Mal. Archip.

Salicornia fruticosa L. — Timor (Eur., extratrop. Afr.).

Suaeda monoica Forsk. — Dekkan, Tinnevelly, Ceylon (Arab., trop. Afr.).

— nudiflora Mag. — Bengalen, Bombay, Dekkan, Ceylon.

Salsola kali L. Timor, Neu-Guinea, Arru-Inseln, Australien. (Eur., Nord-Am.).

— australis R. Br. — Timor (Neu Seeland).

Die Familie besteht der Hauptsache nach aus ausgesprochenen Halophyten, theils Strand-, theils, und noch mehr, Wüsten- und Steppenbewohnern. Die meisten Arten kommen wohl im asiatischen Steppengebiete vor. Wie bekannt wachsen auch unsere Chenopodiaceen beinahe ausschliesslich an salzreichen Standorten.

Amarantaceae (ca. 450.)

Deeringia altissima F. v. Muell. — Timor Laut, trop. Austr. (N. S. Wales, Neu Caledon.).

Almania albida Br. — Carnatic, Ceylon, Java, Philippinen.

Pupalia orbiculata Wight. — Concan, Carnatic, Ceylon, (auch Binnenland).

Aerua brachiata Mart. — Trop. As. (Trop. Afr.).

Alternanthera sessilis Br. — Cosmopol. calid. (auch Binnenland).

Achyranthes aspera Lam. — Trop. O. As. u. Austral. (trop. Afr., W. Ind. — Auch Binnenland).

Auch im tropischen Amerika und in den temperirten Zonen kommen viele Amarantaceen auf Salzboden vor, sei es auf dem Strand, oder in Steppen und Wüsten, oder endlich auf salzreichen Stellen in der Nähe der Häuser. Zu dieser letzteren Categorie gehören bekanntlich unsere Amarantus-Arten. Alternanthera ficoidea und Philoxerus vermiculatus sind typische Strandpflanzen in Westindien, Arten von Amarantus, Acnida, Telanthera, Iresine solche in Nord-Amerika. Rhagodia Billardieri R. Br. gehört der extratropisch-australischen, Achyranthes argentea Lamk der südspanischen Strandflora, Aerua brachiata Balf. fil. derjenigen von Rodriguez an, etc.

Nyctaginaceae (ca. 120).

Boerhaavia diffusa L. — Cosmopol. an trop. u. subtrop. Küsten (auch Binnenl.).
— repanda Willd. — Vorder- u. Hinterindien, Ind. Archip., trop. Austral. (Beluchistan. — Auch Binnenl.).
Pisonia alba Span. — Andaman I., Mal. Archip.
— excelsa Bl. — Andaman Ins., Mal. Archip.
— umbellifera Seem. — Andaman Ins.
— aculeata L. — Alle tropische Küsten.

Die kleine Familie enthält relativ zahlreiche halophile Arten; namentlich bewohnen die Arten der Gattung Pisonia, die für sich allein nahezu die Hälfte der Familie bildet, mit Vorliebe maritime Standorte. Boerhaavia diffusa, ein in allen tropischen Ländern häufiges Unkraut, habe ich auf Java häufig auf dem Strande gesehen.

Caryophyllaceae (incl. Paronychiaceae) (ca. 1200).

Diese Familie ist im indischen Florenreich sehr schwach und beinahe nur in höhern Gebirgsregionen vertreten; die australische Dysphania littoralis R. Br. wächst auf dem Strande. In der nördlichen temperirten Zone sind die Caryophyllaceen durch sehr zahlreiche Arten auf dem Strande vertreten, die theils demselben bezw. andern salzreichen Standorten eigenthümlich sind, theils auch auf gewöhnlichem Boden gedeihen. Die Halophyten gehören hauptsächlich zu den Gattungen Silene, Arenaria, Sagina und Spergularia; aber auch Dianthus, Gypsophila, Cerastium, Alsine, Herniaria, Siphonychia sind in den Strandformationen, in Salzwiesen, Steppen etc. vertreten.

Aizoaceae (ca. 450).

Sesuvium portulacastrum Willd. — Alle tropische Küsten.
Mollugo Spergula L. — Tropische Küsten der alten Welt. (Auch Binnenland.)
Trianthema turgidifolium F. v. M. — Nord-Austral.
— cristallinum F. v. M. — Nord.-Aust.

Ausser den erwähnten wachsen noch drei Arten von Sesuvium auf dem tropischen west-afrikanischen Strande, nämlich S. congense Welw., cristallinum Welw. und digynum Welw. — Die Familie enthält zahlreiche Halophyten, die namentlich die subtropischen Küsten

der nördlichen und noch mehr der südlichen Hemisphäre, auch Wüsten und Steppen bewohnen; sie gehören vornehmlich der grossen Gattung Mesembryanthemum an.

Portulacaceae (ca. 145).

Portulaca oleracea L. und Portul. quadrifida L. gehören zu den gewöhnlichsten Strandpflanzen im indischen Florenreich, kommen aber ebenso häufig auch an anderen Standorten vor. Mehrere Portulacaceen des tropischen Amerika und der temperirten Zonen sind mehr oder weniger ausschliessliche Halophyten, so Arten von Talinum.

Aus der kleinen Familie der Phytolaccaceen sind mir Strandgewächse nicht mit Sicherheit bekannt.

Polycarpicae.

Ranunculaceae (1350 od. 680).

Die Familie ist in den Tropen nur in den temperirten Regionen hoher Gebirge vertreten; tropische Halophilen, die etwa in hochgelegenen Salzsümpfen vorkommen würden, sind mir nicht bekannt. Ausserhalb der Tropen kommen nur einige wenige Arten auf dem Strande vor, so Myosurus aristatus Benth. in Neu-Seeland, Clematis microphylla D. C. in Australien und Tasmanien.

Magnoliaceae (ca. 85).

Halophytisch lebende Magnoliaceen sind mir nicht bekannt.

Anonaceae (ca. 450).

Uvaria macrophylla Roxb. — Vorder- und Hinterindien, Mal. Archip. (auch Binnenland).
Guatteria littoralis Bl. — Java.
— macrophylla Bl. — Moulmein, Andaman-Inseln, Mal. Archip.
Anaxagorea javanica Bl. — Java.

Die Anonaceen des Strandes scheinen nur in grösserer Entfernung des Meeres, da wo der Boden wenig salzig ist, zu wachsen. Aehnlich verhält sich auch Anona palustris, die im tropischen Amerika und West-Afrika am inneren Saum der Mangrove vorkommt.

Monimiaceae (ca. 150).

Strandpflanzen sind mir in dieser Familie nicht bekannt.

Myristicaceae (ca. 90).

Myristica subcordata Bl. — Neu-Guinea.
— littoralis Miq. — Java.
—? lepidota Bl. — Neu-Guinea.
—? Schleinitzii Engl. — Neu-Hannover.

Sämmtliche Arten sind Bäume; die beiden ersteren gehören der Barringtoniaformation an, und das gleiche gilt wahrscheinlich von den beiden letzteren.

Menispermaceae (ca. 350 od. 150).

Pachygone ovata Miers. — Carnatic, Ceylon, Java, Timor.

Berberidaceae (ca. 105).

Vertreter dieser Familie sind mir in der Strandvegetation nicht bekannt.

Lauraceae (ca. 900).

Litsaea sebifera Cers. — Trop. Ost-Asien u. Australien (auch Binnenland).
Cassyta filiformis L. — Alle tropischen Küsten (auch Binnenland).
— pubescens R. Br. — Java, Timor, Australien.
—? capillaris Meissn. — Ceylon, Borneo.
Hernandia peltata Meissn. — Trop. Ost-Asien (bis Bonin-Inseln), Neu-Guinea. (Polynesien, Madagascar, Comoren, Seychellen, vielleicht identisch mit einer amerikanischen Art).

Die aus 8 Arten bestehende Gattung Hernandia scheint ausgesprochen halophil zu sein; bekanntlich wird sie vielfach, z. B. auch von Mez in seiner Monographie der amerikanischen Lauraceen, als Typus einer besonderen Familie aufgefasst.

Nur wenige typische Lauraceen kommen in der Strandflora vor; die einzige indische Art bewohnt gleichzeitig das Binnenland. Mehrere Arten der Gattung Ocotea (O. complicata Mez., squarrosa Mart., prolifera Mez., Gardneri Mez., notata Mez.) wachsen an der Küste Brasiliens, zwischen Bahia und Rio de Janeiro in der Restinga genannten Gebüschformation; wie mir Herr Dr. Schenck, der die Restinga genauer untersucht hat, mittheilt, besteht diese Formation nicht aus Halophyten und erstreckt sich in der Provinz Pernambuco weit in das Innere des Landes hinein; sie entspricht demnach nicht

der einen schmalen Gürtel längs des Strandes bildenden, aus Halophilen bestehenden Barringtoniaformation der östlichen Tropen (vgl. p. 68).

Rhoeadinae.

Ob einige Capparideen als Strandpflanzen innerhalb unseres Gebietes vorkommen, ist mir zweifelhaft geblieben; mehrere Arten kommen dagegen im tropischen Amerika auf dem Strande vor und eine Anzahl anderer auf Salzboden in Wüstengegenden.

Die Cruciferen sind bekanntlich, in den temperirten und subtropischen Zonen der nördlichen und der südlichen Hemisphäre, durch zahlreiche Arten in der Strandflora und an salzigen Stellen im Binnenland vertreten. Im tropischen Ost-Asien kommen sie nur noch in den temperirten und kühlen Regionen der Gebirge vor. Die mediterrane Senebiera pinnatifida D. C., die auch in Süd-Afrika, auf Madagascar und den Inseln des chinesischen Meeres vorkommen soll, ist auch in Queensland auf dem Strande gefunden worden.

Auch die Papaveraceen und Fumariaceen sind in der Strandvegetation temperirter Zonen vertreten.

Cistiflorae.

Bixaceae.

Pangium edule Reinw. — Java, Keeling-Inseln.

Nepenthaceae.

Nepenthes Treubii Warburg. wächst als Halophyt in Neu-Guinea.

Tamaricaceae (45).

Tamarix dioica Roxb. — Vorderindien, Birma.
— gallica L. — Birma, Ceylon, Vorderindien. (West- u. Süd-Europa, nördl. u. trop. Afrika, auch Binnenland).

Mehrere andere Arten von Tamarix (T. anglica, africana, solina etc.), Reaumuria etc. kommen in temperirten und subtropischen Ländern auf dem Strande, zum Theil auch auf Salzboden im Binnenlande vor.

Dilleniaceae (ca. 200).

? Tetracera arborescens Jack. — Sumatra.

Einige Dilleniaceen, Arten von Hibbertia und Candollea sind Strand-

bewohner in Australien; Tetracera senegalensis D. C. ist ein Strandgewächs in West-Afrika.

Clusiaceae (230).

Garcinia Andersoni Hook. fil. — Malakka.
Calophyllum inophyllum L. — Ind. Florenreich, Nord-Austral. (Polynesien, Liu-kiu-Inseln, ost-afrikan. Inseln).
Mammea ovalifolia Miq. — Mal. Archip.
Ochrocarpus pachyphyllus K. Schum. — Neu-Guinea.
— ovalifolius And. — Admiralitäts-Inseln.

Calophyllum Calaba ist ein Strandbaum Westindiens.

Ochnaceae (ca. 160).

Gomphia sumatrana Jack. — Singapore, Sumatra, Borneo.

Halophytisch lebende Arten der Familie der Hypericaceen, Nepenthaceen, Droseraceen und Dipterocarpeen sind mir nicht bekannt. Hingegen besteht die kleine, in unserem Gebiet nicht vertretene Familie der Frankeniaceen ganz aus Halophyten. Aus der Familie der Violaceen kenne ich nur eine Strandpflanze, Hymenanthera crassifolia. Einige Vertreter der Familie der Resedaceen bewohnen salzreiche Stellen in Steppen und Wüsten, so Reseda erecta Lag. und R. ramosissima Pourr. in der iberischen Steppe. An ähnlichen Standorten findet man auch einige Helianthemum-Arten. Strandbewohner der Familie der Cistaceen sind mir ausserdem nur aus Nord-Amerika bekannt (Hudsonia ericoides, tomentosa; Lechea thymifolia). Die kleine Familie der Chlaenaceen ist mit einer Art (Sarcolaena grandiflora) in der Strandflora von Madagascar vertreten.

Columniferae.

Tiliaceae (ca. 470).

Brownlowia lanceolata Benth. — Sunderbunds, Tenasserim.
— elata Benth. — Sunderbunds, Tenasserim.
Triumfetta procumbens Forst. — Pegu, Java, Molukken, Neu-Guinea, Queensland, Purdy-Inseln. (Polynesien, Seychellen, Madagascar).
— humifusa Harsk. — Java.
Porpa repens Bl. — Java.

Eine Triumfetta-Art habe ich auf dem brasilianischen Strand beobachtet.

Malvaceae (ca. 800).

Sida carpinifolia L. — Alle tropischen Küsten (auch Binnenland).
— carpinoides D. C. — Java.
Hibiscus tiliaceus L. — Alle tropischen Küsten.
— vulpinus Reincd. — Java.
Fugosia cuneiformis Benth. — Nord-Austr.
Thespesia populnea Corr. — Trop. O. As. u. Austral. (Polynesien, trop. Afr., W. Ind.).
Bombax malabaricum D. C. — Vorderindien, Birma, Mal. Archip. (auch Binnenland, wohl nur selten auf dem Strand).

Zahlreiche Malvaceen aus den Gattungen Althaea, Lavatera, Malva, Plagianthus, Sida, Pavonia, Kosteletzkya, Hibiscus wachsen als Strandpflanzen oder in Salzsümpfen, in Salzsteppen in der alten und der neuen Welt, sowohl innerhalb als ausserhalb der Tropen. Hibiscus tiliaceus und Thespesia populnea sind ganz typisch und innerhalb ihrer Verbreitungsgebiete sehr gemeine Vertreter der tropischen Strandvegetation.

Sterculiaceae (ca. 730).

Heritiera littoralis L. — Indisches Florenreich. (Polynesien, Formosa, Liu-kiu, Ost-Afrika).
— Fomes Buch. — Vorderind., Birma, Borneo.
? Kleinhovia hospita Buch. — Vor- und Hinterind., Mal. Archip., Philippinen, Neu-Guinea, (Polynesien, Hainan, Ost-Afrika. Auch Binnenland. Ob wirklich Strandpflanze?).
? Pterospermum diversifolium Bl. — Tinnevelly, Malakka, Java, Philippinen.

Heritiera littoralis gehört zu den häufigsten und typischsten Vertretern der indo-malayischen Strandflora.

Gruinales.

Aus dem indischen Florenreich sind mir Strandbewohner dieser Reihe nicht bekannt. Arten von Erodium, Geranium, Pelargonium wachsen als Halophyten am Meer oder in Steppen und Wüsten in der temperirten Zone der nördlichen und südlichen Hemisphäre. Einige europäische Arten von Linum sind Strandpflanzen. Erythroxylon auratum gehört zur Strandflora von West-Indien, Venezuela und Neu-Granada.

Terebinthinae.

Rutaceae (ca. 780).

Paramignya angulata Kz. — Pegu, Malakka.
Atlantia macrophylla Kz. — Pegu, Tenasserim.

Triphasia trifoliata D. C., ein kleinfrüchtiger Strauch aus der Familie der Aurantieen, wächst auf Java häufig als Strandpflanze, kann aber nur als zufälliger Halophyt betrachtet werden. Einige Rutaceen aus den Gattungen Zanthoxylum (Nord-Am., trop. Am., Mascarenen), Correa (Australien), Ericybe (Austr.) sollen Strandgewächse sein. Peganum Harmala L. wächst in den Salzsteppen Süd-Europas.

Zygophylleae (ca. 100).

Tribulus terrestris L., ein kosmopolitisches Kraut, und Tribulus cistoides L., in Tropenländern sehr verbreitet, sollen auch im tropischen Ost-Asien auf dem Strande wachsen; sie sind aber auch im Binnenlande, auf gewöhnlichem Boden häufig. Die Familie enthält zahlreiche Halophyten, theils Strand-, theils Wüsten- und Steppenbewohner aus den Gattungen Zygophyllum, Fagonia, Nitraria etc.

Meliaceae (ca. 270).

Amoora salomoniensis C. D. C. — Bougainville Archip.
Hearnia sapindina F. v. Muell. — Neu-Guinea.
Carapa moluccensis Lam. — Vorder- und Hinterindien, Ceylon, Mal. Archip., Neu-Guinea, Nord-Austral. (Trop. Ost-Afr.).
— obovata Bl. — Java, Ceylon. Verbreitung zweifelhaft, da mit voriger verwechselt.

Die beiden asiatischen Arten von Carapa sind ausschliessliche Strandbewohner; sie kommen am häufigsten in der Mangrove- und der Nipa-, aber auch in der Barringtoniaformation vor. Die tropisch-amerikanischen Arten scheinen eher an den Ufern des Orinoco und anderer Flüsse, als auf dem Meeresstrande zu wachsen. (Vgl. über die asiatischen Carapa-Arten p. 99 dieser Arbeit.)

Simarubaceae (ca. 112).

Suriana maritima L. — Alle tropischen Küsten.
Soulamea amara Lam. — Mal. Archip., Neu-Guinea, Salomonins. etc.

Picrodendron Juglans in West-Indien scheint maritime Standorte zu bewohnen.

Burseraceae (ca. 275).

?Canarium littorale Bl. — Java.

Anacardiaceae (sp. ca. 430).

Gluta Benghas L. — Mal. Archip.
Semicarpus heterophyllus Bl. — Andaman-Ins. (Verbr.?)

Aesculinae.

Sapindaceae (ca. 950).

Allophyllus sundanus Mig. — Mal. Archip., Philipp. (Auch Binnenl.).
— timorensis Mig. — Java, Sumatra (id.).
Sapindus Danura Voigt. — Von N. W. Ind. bis Tenasserim.
Arytera littoralis Bl. — Java, Sumatra.
Dodonaea viscosa L. — Trop. Küsten (bis Austral., Süd-Afr., Neu-Seel. — Auch Binnenl.).
Cardiospermum Halicacabum. — Meist tropische und subtrop. Küsten.

Der nordamerikanische Sapindus Saponaria soll eine Strandpflanze sein.

Hippocastanaceae (16), Aceraceae (88).

Halophyten sind mir aus diesen Familien nicht bekannt.

Malpighiaceae (600.)

Tristellateia australarica A. Rich. — Mal. Archip., Neu-Guinea, Nord-Australien.

Im tropischen Amerika scheinen einige Arten auf dem Strande zu wachsen, so Brachypteris borealis von West-Indien bis Nord-Brasilien. In Brasilien sah ich häufig, an sumpfigen, etwas brakischen Stellen in der Nähe der Küste, Stigmaphyllum ciliatum.

Polygalaceae (ca. 470).

Xanthophyllum adenotus Miq. — Ins. Pulu Pisang.
— glaucescens Miq. — id.

Polygala arvensis Bl. fand ich in zahlreichen Exemplaren auf den Dünen von Wodjo in S. Java.

Vochysiaceae (ca. 130).

Halophyten sind mir aus dieser Familie nicht bekannt.

Frangulinae.

Celastraceae (ca. 300).

Kokoona littoralis Laws. — Hinterindien.

Myginda Rhacoma gehört zur Strandflora von Florida und Westindien.

Hippocrateaceae (155).

Salacia prinoides D. C. — Vorderind., Mal. Archip., Philippinen, Neu-Guinea.

— Naumanni Engl. — Neu-Guinea, Salomon-, Bougainville-Ins. (auch Binnenland).

Einzelne andere Salacia-Arten kommen als zufällige Bestandtheile der Barringtoniaformation vor.

Olacaceae.

Ximenia americana L. — Tropische Küsten der alten und neuen Welt.

Rhamnaceae.

Smythea pacifica Seemann. — Timor-Laut, Neu-Guinea. (Fidji etc.).

Zizyphus Jujuba Lam. — Trop. Asien und Afrika (auch Binnenl.).

Colubrina asiatica Brought. — Vorder- und Hinterindien, Ceylon, Java, Borneo, trop. Austral. (Polynesien, Mozambique).

Zizyphus Lotus Lamk. wächst als Halophyt in der Mediterranregion; Condalia ferrea und Sageretia Michauxii wachsen auf dem Strand in Nord-Amerika.

Die Aquifoliaceen und Pittosporaceen sind in der indomalayischen Strandflora nicht vertreten; erstere enthalten eine anscheinend halophile Art, Ilex Cassine, in Nord-Amerika.

Die Vitaceae (250) sind jedenfalls in den Strandformationen nur sehr schwach vertreten; einen Cissus sah ich auf den Inseln des Javameers, zwischen echten Halophyten auf dem Boden kriechen; Vitis incisa bewohnt den sandigen Strand der nord-amerikan. Insel Vincent, nach Chapman.

Euphorbiaceae (ca. 3000).

Euphorbia Atoto Forst. — Trop. u. subtrop. O.-As. bis Ins. Hadjidjo (33° 6, 7 Warburg).

— rosea Retz. — Dekkan, Ceylon (Afghanistan).

Euphorbia antiquorum L. — Vorder- und Hinterind., Mal. Archip. (auch Binnenland).
— reniformis Bl. — Java.
— serrulata Reinw. — Timor bis China; trop. Austral.
— neriifolia L. — Vorderind., Mal. Archip. (Belutschistan. Auch Binnenland).
— pilulifera L. — Kosmopol. in trop. u. subtrop. Gebieten (auch Binnenland).
— thymifolia Burm. — Alle warmen Gebiete ausser Austral. (auch Binnenl.).
— Gaudichaudii Boiss. — Mariannen, Neu-Guinea.
Agyneia bacciformis A. Juss. — Vorderindien, Java. (Mascarenen, Madagascar).
Phyllanthus philippinensis Müll. Arg. — Mal. Archip., Philippinen, S. China, Neu-Guinea.
Glochidion multiloculare L. — Hinterindien, Molukken (auch Binnenland).
— littorale Bl. — Malabar, Ceylon, Malayischer Archipel.
— calocarpum Kurz. — Andaman- und Nicobar-Inseln.
Breynia rhamnoides Müll. Arg. — Trop. O. Asien (auch Binnenl.?).
— cernua Müll. Arg. — Java bis Philippinen u. Neu-Guinea.
Hemicyclia andamanica Kurz. — Pegu, Andaman-Inseln.
— sepiaria W. et Arn. — Vorderind., Ceylon, N. Austral. (auch Binnenl.).
Antidesma fruticulosum Kurz. — Pegu.
— diandrum Roth. — Vorderindien, Ceylon.
— heterophyllum Bl. — Java, Pegu.
— Ghaesembrilla Gaertn. — Trop. O. As. u. Austral. (Trop. Afr. — Auch Binnenl.).
Croton sublyratus Kurz. — Andaman-Inseln.
? Junghuhnia glabra Miq. — Java.
? Codiaeum variegatum Bl. — Mal. Archip., Australien, Fiji.
? Blachia umbellata Baill. — Travancore, Ceylon.
Adenogynum odontophyllum Zoll. — Java.
Rottlera acuminata Juss. — Bangka.
Excoecaria Agallocha L. — Vorderind. bis Nord-Austral. (Neu-Caledonien und Polynesien).
— indica Müll. Arg. — Gangesdelta. (Natal).
Botryophora Kingii Hook. fil. — Perak.

Auch angesichts der grossen Artenzahl der Familie ist ihr Gehalt an halophilen Arten ein ziemlich beträchtlicher zu nennen, namentlich in der Gattung Euphorbia, von welcher ich über 40 Strandarten, also 6 % der Gesammtartenzahl kenne, die theilweise zu den verbreitetsten und charakteristischsten Arten der littoralen Floren gehören.

Der Strand des extratropischen Australien und derjenige Neu-Seelands sind nicht reich an Euphorbiaceen; die Familie ist auf demselben, soweit mir bekannt, nur durch einige Arten von Euphorbia und je eine Art von Pseudanthus und Beyeria vertreten. Möglicherweise sind auch Ricinocarpus cyanescens Müll. Argov. und Adriana quadripartita Gaud. Littoralpflanzen. Phyllanthus Fagnetti Baill. ist nur von Neu-Caledonien bekannt.

Die littoralen Euphorbiaceen Europas und der Mediterranländer gehören alle der Gattung Euphorbia an.

Der nordamerikanische Strand besitzt anscheinend nur wenige Euphorbiaceen, die ausser Croton maritimus alle zu Euphorbia gehören; letztere erstrecken sich theilweise über den Wendekreis hinaus.

Zahlreicher sind die strandbewohnenden Euphorbiaceen im tropischen Amerika, wo sie den Gattungen Euphorbia, Phyllanthus, Croton, Hippomane (H. Mancinella), Excoecaria, Savia angehören.

Die zu den Empetraceen gehörige mediterrane Corema alba Don. wächst auf dem Meeresstrande.

Umbelliflorae.

Die Umbelliferen (ca. 1400) sind in der indischen Strandflora nur in den hohen Gebirgsregionen vertreten. Das in der südlichen temperirten Zone weit verbreitete Apium australe Thon. erreicht beinahe die Grenze des Gebiets in Queensland, und das gleiche gilt von Apium leptophyllum F. v. M., von welchem ich jedoch nur vermuthe, dass es auf dem Strande wächst.

Der europäische Strand ist der gewöhnliche oder ausschliessliche Standort mehrerer Umbelliferen aus den Gattungen Eryngium, Bupleurum, Smyrnium, Echinophora, Apium, Crithmum, Ligusticum, Archangelica, Daucus. Maritime Standorte suchen im östlichen Nord-Amerika Arten von Hydrocotyle, Eryngium, Apium, Crantzia, Discopleura, Ligusticum, Archangelica. Als an ähnlichen Standorten wachsend werden für das extratropische Australien und für Neu-Seeland angegeben Arten von Siebera, Xanthosia, Apium, Crantzia, Aciphylla,

Die Strandflora Japans enthält Arten von Phellopterus, Angelica, Peucedanum, Selinum.

Aus der vorwiegend tropischen Familie der Araliaceen (ca. 375) und derjenigen der Cornaceen (ca. 80) sind mir Halophyten nicht bekannt.

Rosiflorae.

Die vielleicht gegen 2000 Arten zählende Reihe der Rosifloren scheint in der Strandflora Süd-Asiens gar nicht, in derjenigen anderer Gebiete nur durch sehr wenige Arten vertreten zu sein. Die einzigen halophilen Rosaceen, die ich in den Floren auffinden konnte, sind Chrysobalanus Icaco L., im tropischen Amerika und West-Afrika, Prunus maritima in Nord-Amerika und Rosa rugosa Thunbg. in Japan. Rosa rubiginosa sah ich häufig auf den Dünen Belgiens, jedoch nur an wenig salzigen, echte Halophyten kaum noch beherbergenden Standorten.

Saxifraginae.

Die nach Eichler gegen 1600, nach Bentham und Hooker nur gegen 650 Arten umfassende Familie der Saxifragaceen ist, wie die verwandte der Rosaceen, zu den salzscheuen zu rechnen. Wenigstens ist mir in derselben nur ein Halophyt bekannt, Brexia madagascariensis Bot. Reg., die im Strandwalde von Madagascar und Mozambique vorkommt. Auch die Crassulaceen (400—500) sind im allgemeinen entschieden salzscheu; jedoch wächst Bryophyllum calycinum häufig auf dem Strand. Aus der kleinen Familie der Hamameliden (40) sind mir Halophyten nicht bekannt.

Opuntinae.

Die einzige Cactacee Asiens ist die im tropischen Amerika überall gemeine, epiphytisch oder auf Felsen lebende Rhipsalis Cassytha. Eigentlich halophil sind die Cactaceen anscheinend nie, wenn auch Opuntia-Arten des Binnenlands häufig auf dem Strand auftreten; ihre Structur schützt sie schon gegen das Eindringen grosser Salzmengen. Auf dem sandigen Strande Brasiliens sieht man auch verschiedene Cactaceen, wie es mir namentlich mein Freund Dr. Schenck mittheilte; dieselben wachsen jedoch an höheren, jedenfalls nur noch wenig salzigen

Stellen (Restinga), zwischen anderen Pflanzen, die ebenfalls nicht als Halophyten aufzufassen sind.

Passiflorinae.

Die Familien dieser Reihe, deren über 1000 betragende Arten beinahe ausschliesslich tropisch, allerdings vorwiegend amerikanisch sind, die Samydaceen, Passifloraceen, Turneraceen, Loasaceen, Datiscaceen und Begoniaceen, scheinen in der indo-malayischen Strandflora keine Vertreter zu besitzen. Passiflora foetida L., eine westindische Art, fand ich auf den Dünen bei Tjilatjap in Süd-Java, wo sie wohl nur verwildert ist. Passiflora hederacea in West-Indien scheint maritime Standorte zu bewohnen.

Myrtiflorae.

Onagraceae (ca. 330).

Aus dieser Familie sind mir nur Fuchsia procumbens, eine neuseeländische Art und Oenothera indecora in Sta. Catharina als Strandpflanzen bekannt.

Haloraghidaceae (ca. 85).

Mehrere submerse oder halbsubmerse Arten dieser Familie kommen in Salzwasser vor, so Myriophyllum ambiguum, Proserpina pectinacea, Hippuris vulgaris var. maritima etc. Eigentliche Strandarten sind mir hingegen nicht bekannt.

Combretaceae (ca. 280).

Terminalia Katappa L. — Mal. Archip., Linkiu-, Bonin-, Keeling-Inseln, Neu-Guinea. (Polynesien, Madagascar).

Lumnitzera racemosa Willd. — Indisches Florenreich. (Ost-Afrika).

— coccinea W. et A. — Mergui, Nikobaren, Malakka, Singapore, Malay. Archip., Nord-Austral. (Polynesien).

Gyrocarpus Jacquini Roxb. — Kosmopol. tropisch (auch Binnenl.).

Die Familie enthält einige der wichtigsten Charakterpflanzen der tropischen Littoralfloren. Laguncularia racemosa bildet einen Hauptbestandtheil der Mangrove an der Ost-Küste des tropischen Amerika und an der West-Küste des tropischen Afrika; Conocarpus erectus hat eine ähnliche Verbreitung, dagegen ist Bucida Buceras auf Westindien beschränkt. Andere Arten von Terminalia, als die erwähnte,

scheinen auch auf dem Strande zu wachsen, so namentlich in Madagascar T. Fatraea.

Rhizophoraceae (ca. 50).

Rhizophora mucronata Lam. — Trop. Ost-Asien bis Süd-China und Süd-Japan, trop. Austral. und Neu-Guinea bis Polynesien (Ost-Afrika von Abessin. bis Port Natal).

— conjugata L. — Trop. Ost-Asien excl. China.

Kandelia Rheedii W. et A. — Vorder- und Hinterindien, Mal. Archip., Süd-China bis Nord-Formosa.

Ceriops Candolleana Arn. — Trop. Ost-Asien excl. China, Neu-Guinea, trop. Austral. (Trop. Ost-Afrika.)

— Roxburghiana Arn. — Trop. Ost-Asien (excl. China).

Bruguiera gymnorhiza Lamk. — Trop. Ost-Asien bis Liukiu-Inseln, Neu-Guinea bis Polynesien u. trop. Australien. (Trop. Ost-Afrika bis Natal.)

— eriopetala W. et A. — Malabar, Malay. Halbinsel, Malay. Archip., Neu-Guinea, Nord-Australien. (Natal?)

— caryophylloides Bl. — Vorder- und Hinterindien, Ceylon, Mal. Archip.

— parviflora W. et A. — Sunderbunds, Malakka, Mal. Archip., Neu-Guinea, Queensland.

Welche Rolle die Rhizophoraceen in den tropischen Strandformationen spielen, ist in dem den letzteren gewidmeten Kapitel des näheren geschildert.

Lythraceae (ca. 365).

Woodfordia fructicosa (L.) Kz. — Vorder- und Hinterindien, Mal. Archip. (China, Japan, Ostafr. Inseln. — Auch Binnenland.)

Pemphis acidula Forst. — Indisches Florenreich, Neu-Guinea, Nord-Australien. (Polynesien, Liukiu bis trop. Ost-Afrika.)

Sonneratia apetala Ham. — Dekkan, Sunderbunds, nördl. Hinterindien.

— acida L. — Vorder- und Hinterindien, Ceylon, Mal. Archip., N. Australien. (Ostafrik. Inseln, Mozambique).

— Pagatpat Blanco (an spec. dist.?) — Java, Philippinen.

— obovata Bl. (id.) — Java.

— evenia Bl. (id.) — Timor.

— lanceolata Bl. (id.) — Java, Borneo, Celebes.

Sonneratia Griffithii Kurz. — Mergui, Pegu, Tenasserim.
— alba Smith. — Mergui, Pegu, Malakka, Mal. Archip. (Ost-Afr.?).

Ich entnehme der Monographie von Koehne folgende Daten über das Vorkommen von Lythraceen auf dem Meeresstrande und an anderen salzigen Standorten: Rotala ramosa L., trop. und temp. Amerika, Philippinen, in Sümpfen (auch in Süsswasser); Ammannia senegalensis Lam., Senegal, Sahara; Peplis alternifolia M. B., oft an salzigen Stellen, Eur. und W. As.; Lythrum tribracteatum Salzm., liebt salzreiche Standorte, Eur., W. As., N. Afr.; Lythrum nanum Kar., N. As.; L. maritimum H. B. „in montibus, saxosis, campis, maritimis", westl. S. Am., Argentinien, Hawaï; L. lineare L., N. Am. bis Mexico u. Cuba; Cuphea brachiata Mart., auf dem Strand in Brasilien; C. flava Spreng., ebendaselbst; Crenea maritima Aubl., Trinidad bis Para; Cr. surinamensis L. fil. sp., Panama bis N. Brasil., cisaeq. trop. West-Am.; Nesaea crassicaulis G. P. sp., trop. O. Afr.; N. floribunda Sond., Zanzibar und Mozambique bis Cap: Ginoria Rohrii Vahl. sp., an Brakwasserlagunen in Westindien.

Nach Willkomm wächst Lythrum maculatum Boiss. als Halophyt in der iberischen Steppe.

Melastomaceae (ca. 2500).

Tristemma Schumacheri Guill. et Perr. var. littorale aus West-Afrika ist die einzige Art dieser Familie, deren Vorkommen als Halophyt mir bekannt ist.

Myrtaceae (ca. 2800 od. 2100).

Jossinia Reinwardtiana Bl. — Molukken.
— javanica Lam. — Neu Hannover, Neu Mecklenburg.
— littoralis Bl. — Neu Guinea, Neu Caledonien (auch Binnenl.).
Jambosa ?formosa Wight var. β. — Java.
— littoralis Bl. — Java.
— splendens Miq. — Java.
— maritima Miq. — Ins. Pulu Pombo.
Eugenia javanica Lam. — Mal. Archip., Neu Hannover, Neu Mecklenburg.
— cornifolia Hook. et Benth. — Celebes, Neu Guinea.
Barringtonia speciosa Forst. — Ceylon, Andaman Ins., Singapore, Mal. Archip., trop. Austral., (Polynesien, Ost-Afrikan. Ins.)

Barringtonia racemosa Bl. — Sunderbunds, Malakka, Andaman-Ins., Mal. Archip. (Polynesien, Trop. O. Afrika.)
— conoidea Griff. — Moulmein, Tenasserim, Malakka.
— excelsa Bl. — Malay. Archipel.
Planchonia littoralis v. Houtte. — Andaman-Ins., Mal. Archip.
— timoriensis Bl. — Timor.

Wahrscheinlich kommen noch andere Arten als die aufgeführten in den Strandformationen vor, namentlich Arten von Barringtonia (B. apiculata in Madagascar) und Jambosa in den nach der ersteren Gattung benannten Küstenwäldern. Foetidia obliqua gehört zur Barringtoniaformation in Madagascar.

Zahlreiche Arten scheinen im extratropischen Australien maritime Standorte zu bewohnen; sie gehören zu den Genera Darwinia, Chamaelaucium, Scholtzia, Baeckea, Leptospermum, Kunzea, Lamarckea, Melaleuca, vielleicht auch Beaufortia.

Thymelinae.

Thymelaeaceae, Elaeagnaceae, Proteaceae.

Drimyspermum Burnettianum Seem. wächst auf dem Strande einiger polynesischer Inseln (Viti, Tonga, Samoa).

Einige Passerina-Arten sind mehr oder weniger an salzreiche Standorte gebunden. Hippophaë rhamnoides gedeiht auf den Dünen in Nord-Europa, Nord-Amerika und Nord-Asien, ist aber bekanntlich keineswegs ein ausschliessliches Strandgewächs. Aus der grossen Familie der Proteaceen (ca. 1000 Arten) scheint nur eine Art, Persoonia virgata R. Br., Strandgewächs zu sein.

Leguminosae.

Papilionaceae (3000).

Crotalaria Cunninghamii R. Br. — N. Austral.
— striata D. C. — Alle trop. Küsten (auch Binnenland).
— fulva Roxb. — Vorderindien, Ceylon, Mal. Archip. (auch Binnenland).
— linifolia L. fil. — Trop. O. Asien und Australien (auch Binnenl.).
Indigofera enneaphylla L. — Vorder- u. Hinterindien, Mal. Archip., Nord-Australien (auch Binnenland).
Ormocarpum sennoides D. C. — Ind. Florenreich (Trop. O. u. W. Afr. Auch Binnenl.).

Stylosanthes mucronata Willd. — Vorderind., Mal. Archip., (trop. Afr., Kap).

Aeschynomene indica L. — Trop. As. (Japan, trop. Afr., auch Binnenl.).

Zornia reticulata. — Malayisch. Archip.

Desmodium polycarpum D. C. — Trop. O. As. und Austral. (Ostafrik. Ins. Auch Binnenl.).

— triflorum D. C. — Trop. Küsten (auch Binnenl.).

— umbellatum D. C. — Trop. O. Asien, Austral. (Polynesien, Ostafrik. Ins.).

— filiforme Zoll. — Java.

Alysicarpus vaginalis D. C. — Tropen der alten Welt, Afghan. (auch Binnenland).

Abrus precatorius L. — Trop. Küsten (auch Binnenl.).

Glycine javanica L. — Vorder- u. Hinterind. bis Neu-Guinea. (O. Afr.).

Erythrina indica Lam. — Indisches Florenreich (auch Binnenl.).

— ovalifolia Roxb. — Indisches Florenreich (auch Binnenl.).

Mucuna gigantea D. C. — Indisches Florenreich. (Polynesien. Auch Binnenland).

Phaseolus Grahamianus W. et A. — Carnatic, Ceylon.

Canavalia obtusifolia D. C. — Alle tropischen Küsten.

— ensiformis D. C. — Alle tropischen Küsten.

— turgida Grah. — Mal. Archip.

Vigna lutea A. Gray. — Martaban, Andaman-Ins., Mal. Archip., trop. Austral. (Polynesien, trop. Afr. bis Kap, trop. Am.).

— luteola Benth. — Kosmopol. in den Tropen bis zum Kap und Argentinien.

Dalbergia monosperma Dalz. — Trop. Ost-Asien und Australien (auch Binnenl. ?).

— spinosa Roxb. — Vorder- und Hinterindien (auch Binnenl. ?).

Derris uliginosa Benth. — Trop. Ost-Asien bis Hongkong. (Polynesien, Madagascar, Mozambique).

— scandens Benth. — Ind. Florenreich (auch Binnenland).

— sinuata Thwaites. — Hinterind., Mal. Archip.

Pongamia glabra Vent. — Ind. Florenreich. (Seychellen. — In Vorderindien, auch Binnenland).

Inocarpus edulis L. — Molukken, Celebes. (Polynesien.)

Sophora tomentosa L. — Alle trop. Küsten.

Mehrere der erwähnten Papilionaceen gehören zu den häufigsten

Arten der indo-malyischen Strandflora. Auch in anderen Gebieten finden wir Papilionaceen unter den gewöhnlichsten Littoralgewächsen, so in Polynesien, wo ausser den aufgeführten Arten auch Tephrosia piscatoria Pers., die ebenfalls in Australien und dem tropischen Amerika vorkommt, zu erwähnen ist, im tropischen Amerika, wo ausser verschiedenen Kosmopoliten auch Drepanocarpus lunatus, Ecastaphyllum Brownii und Crotalaria incana durch weite Verbreitung — sie kommen auch in West-Afrika vor — und Häufigkeit ausgezeichnet sind. Indigofera- und Tephrosia-Arten sind häufig an der Küste von Guinea. Der europäische Strand ist reich an Arten von Medicago, Lotus, Trifolium, Ononis (namentlich im Süden), Astragalus. Die beiden letzteren Gattungen, namentlich Astragalus, sind auch in Salzsteppen vertreten. Auch Retama (Spanien), Anthyllis, Hymenocarpus (Span.), Tetragonobolus, Ervum, Lens, Lathyrus, Pisum sind in der Strandflora durch besondere Arten oder Varietäten vertreten. Auf dem nordamerikanischen Strand finden wir einige Arten von tropischer Verwandtschaft, wie Crotalaria sagittalis, C. maritima, Aeschynomene viscidula, Phaseolus diversifolius, Vigna glabra, Rhynchosia minima. Für Australien werden Arten von Pultenaea, Templetonia, Oxylobium als Strandbewohner aufgeführt.

Caesalpiniaceae (1500).

Cynometra cauliflora L. — Vorder- und Hinterind., Mal. Archip.
— ramiflora L. — Mal. Archip., Neu-Guinea, Queensland.
Caesalpinia Bonduc Roxb. — Vorder- und Hinterindien, Mal. Archip. (Polynesien, Westindien?).
— Bonducella Roxb. — Alle trop. Küsten.
— Nuga Ait. — Trop. O. Asien, Neu-Guinea, N. Austral. (Liukiu.)
Afzelia bijuga A. Gray. — Mal. Archip. Neu-Guinea, Queensland. (Polynesien, Madagascar).
— retusa Kz. — Andaman, Malakka.

Arten von Cassia, wie C. alata L., occidentalis L., habe ich in Süd-Java viel auf dem Strande gesehen. Trachylobium verrucosum wird für Madagascar als Strandpflanze erwähnt.

Mimosaceae (1500).

Entada scandens Benth. — Alle trop. Küsten.
Acacia Farnesiana Willd. — Alle tropischen Küsten (?) (auch Binnenland.)

Acacia Farnesiana, ein in den Tropen allgemein verbreiteter Strauch oder kleiner Baum, bildet einen wesentlichen Bestandtheil der Vegetation der Nipaformation auf Java. Es ist mir nicht bekannt, ob sie auch in anderen Gebieten als Strandpflanze auftritt, wenn es auch wahrscheinlich ist; mir ist sie allerdings nicht vorgekommen.

Einige Arten von Acacia, Calliandra kommen wohl im tropischen Amerika auf dem Strande vor, ohne auf denselben beschränkt zu sein. Neptunia lutea ist eine nordamerikanische Littoralpflanze.

Hysterophyta.

Aristolochiaceae (ca. 235).

? Aristolochia Momandul K. Schum. — Neu-Guinea.

Die mediterrane Aristolochia glauca Desf. kommt als Strandpflanze vor.

Santalaceae (ca. 200).

Henslowia buxifolia Bl. — Malakka, Borneo.

Exocarpus latifolia Br. — Malay. Archip., Philipp., Trop. Austral. (N. S. Wales).

Loranthaceae (ca. 520).

Mehrere Loranthaceen wachsen auf den Aesten der tropischen Strandbäume. Sie scheinen aber nicht auf dieselben beschränkt zu sein und können wohl kaum zu den Halophyten gerechnet werden.

Balanophoraceae (ca. 35).

Das mediterrane Cynomorium coccineum L. schmarotzt „auf den Wurzeln verschiedener Sträucher und Kräuter . . . vorzugsweise auf Salzboden“ (Engler).

Bicornes.

Ericaceae (ca. 1350).

? Vaccinium malaccense Wight. — Malakka, Bangka.

Ob die erwähnte Art wirklich auf Salzboden an der Küste wächst, ist mir nicht mit Sicherheit bekannt. Als Halophyten lebende Ericaceen scheinen im Uebrigen gar nicht vorzukommen. Der Boden der Solfataren Javas, auf welchem verschiedene Ericaceen vorkommen, ist zwar ziemlich reich an Chloriden, jedoch bei weitem nicht in so hohem

Grade, als der von Seesalzen imprägnirte Strand; auch habe ich in den Blättern dieser Pflanzen keine Chloride nachweisen können.

Epacridaceae (325).

Nach Bentham's Flora von Australien scheinen vier Epacriden auf dem australischen Strand vorzukommen, von welchen zwei, Monotoca elliptica R. Br. und Leucopogon Richei R. Br. Queensland erreichen.

Primulinae.

Primulaceae (ca. 315).

Die Familie ist im tropischen Asien nur in den temperirten Gebirgsregionen vertreten. Arten von Samolus, Anagallis, Centunculus, Glaux wachsen mehr oder weniger regelmässig, z. Thl. ausschliesslich als Halophyten in Europa, Nord-Europa und in der südlichen temperirten Zone.

Plumbaginaceae (ca. 220).

Aegialitis annulata R. Br. — Vorder- und Hinterindien, Neu-Guinea, Queensland.

Die Mehrzahl der Arten dieser in den Tropen nur schwach vertretenen Familie bewohnen salzreiche Stellen auf dem Strand und in Wüstengebieten; namentlich gilt das von den Arten der Gattung Statice; aber auch solche von Armeria, Limoniastrum sind halophil.

Myrsinaceae (ca. 550).

Ardisia sumatrana Miq. — Sumatra.

Climacandra obovata Miq. — Vorder- und Hinterindien, Mal. Archip., S. China (auch Binnenland).

Aegiceras majus Gaertn. — Tropisches Ost-Asien bis Hongkong. (N. S. Wales).

Die Familie ist wohl noch durch andere Arten in den Strandformationen vertreten. Aegiceras majus gehört zu den häufigsten und eigenartigsten Strandgewächsen des tropischen Asien; verschiedene Arten, die von derselben Gattung beschrieben worden sind, dürften höchstens Varietäten sein. Ardisia caribaea bewohnt den westindischen Strand. Eine bisher leider noch nicht bestimmte Myrsinee fanden Dr. Schenck und ich reichlich an der Grenze der Mangrove in S. Bra-

silien, mit Hibiscus tiliaceus etc. Myrsine Querimbensis Klotzsch wächst auf dem Strande in Mozambique.

Diospyrinae.

Sapotaceae (ca. 400).

Sideroxylon ferrugineum Hook. et Arn. — Hinterindien bis China und Liukiu, Mal. Archip. bis Neu-Guinea.

Mimusops Kauki L. — Birma, Malakka, Malay. Archip., trop. Australien.

— littoralis Kz. — Andaman-Inseln, Nikobar-Inseln, Tenasserim.

Ebenaceae (ca. 250).

Diospyros maritima L. — Java, Molukken.

— Teysmanni Miq. — Sumatra.

Maba lamponga Miq. — Sumatra.

— geminata R. Br. — Queensland.

Styracaceae (235).

Symplocos spicata Roxb. — Trop. O. As. bis Japan. (Polynesien. Auch Binnenland.)

Contortae.

Oleaceae (ca. 300).

Jasminum didymum Forst. — Polynes., Neu-Guinea, N. Austral.

Gentianaceae (ca. 575).

Enicostema littorale Bl. — Trop. Ost-Asien. (Trop. Afr., W. Ind.)

Erythraea australis R. Br. — Trop. Austral., Liukiu-Inseln. (Extratrop. Austr., Neu Caledonien).

Tachiadenus carinatus wächst in der Pescaprae auf Madagascar. Die Familie ist in der nördlichen Hemisphäre durch eine ziemlich beträchtliche Anzahl salzliebender Arten vertreten, namentlich aus der Gattung Erythraea, in geringerem Grade auch aus den Gattungen Sabbatia, Chlora, Gentiana. Sebaea albidiflora F. Muell. bewohnt Salzwiesen im extratropischen Australien.

Loganiaceae (ca. 360).

Fagraea littoralis Bl. — Malay. Archipel.

?Strychnos acuminata Wall. — Andaman, Tenasserim.

Logania crassifolia R. Br. ist eine Strandpflanze des südlichen und westlichen Australien.

Apocynaceae (ca. 1000).

Alyxia composita Marbg. — Neu-Guinea.

Ophioxylon majus Hassk. — Malay. Archip.

Cerbera Odollam Gaertn. — Trop. Ost-Asien bis Formosa und Neu-Guinea. (Seychellen).

— floribunda K. Schum. — Neu-Guinea.

?Pseudochrosia glomerata Bl. — Neu-Guinea.

Ochrosia borbonica Gmel. — Ceylon, Andaman-Inseln, Singapore, Molukken. (Mascarenen).

Alstonia scholaris R. Br. — Vorder- und Hinterindien, Mal. Archip., trop. Austral. (Trop. O. Afr. — Auch Binnenland.)

Tabernaemontana orientalis R. Br. – Timor, trop. Austral., Polynes., auch Binnenland.

Parsonsia spiralis Wall. — Trop. O. As. bis China, Neu-Guinea.

Parameria glandulifera Decne. — Hinterind., Mal. Archip., Philippinen.

Ichnocarpus frutescens Br. — Trop. O. As., Austral., Neu-Guinea.

Ochrosia parviflora Hensl. ist ein Strandbaum Polynesiens (Neu-Caledonien, Viti-, Gesellsch.-, Tonga-Inseln. Cerbera (Tanghinia) venenifera gehört zur Barringtoniaformation Madagascars, Vinca trichophylla ebendaselbst zur Pes caprae.

Der tropisch-amerikanische Strand ernährt eine nicht unbeträchtliche Anzahl Apocynaceen; littorale Arten sind mir bekannt aus den Gattungen Rauwolfia, Condylocarpum, Plumeria, Echites. Die in den Tropen weit verbreitete Vinca rosea habe ich im tropischen Amerika häufig auf dem sandigen Strande wachsen sehen. Carissa edulis Vahl. gehört der tropisch-afrikanischen, Alyxia buxifolia R. Br. der extratropisch-australischen Littoralflora an.

Asclepiadaceae (ca. 1700).

Dicerolepis pedunculata Miq. — Flores.

— hypoleuca Miq. — Soembawa.

Finlaysonia obovata Wall. — Pegu, Tenasserim, Sunderland, Malakka.

?Toxocarpus maritimus Miq. — Noesa Kambangan.
Calotropis gigantea R. Br. — Vorder- und Hinterindien, Mal. Archip., S. China. (Auch Binnenland.)
Sarcolobus retusus K. Schum. — Neu-Guinea.
— ciliolatus Warbg. — Aru- und Key-Inseln.
Gymnema littorale Bl. — Java.
Tylophora tenuis Bl. — Vorder- und Hinterindien, Ceylon, Java, Borneo.
— javanica Hassk. — Java.
?Pergularia accedens Bl. — Java. Philippinen.
Hoya globulifera Bl. — Neu-Guinea.
— australis R. Bl. — Salomon- und Bougainville-Archip.
— ?pubera Bl. — Java.
Dischidia Gaudichaudii Decne. — Java, Timor, Neu-Guinea.

Ueber die Betheiligung der Asclepiadeen an der Strandflora anderer tropischer Küsten ist mir Genaues nicht bekannt, ausser für Stephanotis floribunda in Madagascar. Unter den wenigen europäischen Vertretern der Familie befinden sich einige mehr oder weniger halophile Arten: Periploca angustifolia Labill., Cynanchum acutum L., Apteranthes Gussoneana Niek.

Tubiflorae.

Convolvulaceae (ca. 870).

Argyreia tiliaefolia Benth. — Alle tropischen Küsten.
Ipomoea pes caprae Roth. — id.
— denticulata Chois. — Ceylon, Hinterindien, Mal. Archip., Australien. (Polynesien, Seychellen).
— carnosa R. Br. — Alle trop. Küsten bis Mittelmeer.
— Turpethum R. Br. — Trop. O. As., Bonin-Inseln, N. Australien, (Seychellen, Maurit. — Auch Binnenland).
— grandiflora Lamk. — W. Dekkan, Ceylon, Timor Laut. (Polynesien, Ost-Afr., Madagascar, Seychellen. — Auch Binnenland).
— campanulata L. — Vorder- und Hinterindien, Mal. Archipel. (Binnenland?)
— ?verrucosa Bl. — Java.
— paniculata R. Br. — Alle trop. Küsten.
— cymosa Roem. — Vorder- und Hinterindien, Mal. Archip., Austral. (Trop. Afr. — Auch Binnenland.)

?Convolvulus Zollingeri Chois. — Molukken.

Cressa cretica L. — Kosmopol. an den Küsten und in den Salinen der wärmeren Gebiete.

Dichondra repens Forst. — An allen trop. und z. Thl. subtrop. Küsten; auch in Salinen.

Wahrscheinlich wachsen noch andere Arten als die erwähnten auf dem indischen Strande.

Die Familie der Convolvulaceen gehört zu den wichtigsten der halophytischen Formationen. Die Arten des indischen Strandes sind zum Theil auch in der westlichen Hemisphäre verbreitet; einige Arten von Ipomoea, Convolvulus, Evolvulus sind jedoch auf das tropische Amerika beschränkt.

Die an allen temperirten Küsten verbreitete Calystegia Soldanella scheint auch hie und da im indischen Florenreich beobachtet worden zu sein; ich bin jedoch zu keinem sicheren Resultat darüber gekommen. Convolvulus lineatus wächst häufig, aber nicht immer, auf Salzboden. Die Arten von Wilsonia sind Halophyten des extratropischen Australien.

Asperifolieae (ca. 1235).

Cordia subcordata Lam. — Indisches Florenreich. (Polynesien, Ost-Afrika).

— Myxa L. — Indisches Florenreich. (Formosa, Arabien, Aegypten. — Auch Binnenland).

Tournefortia argentea L. — Ceylon, Hinterindien, Nikobaren, Malay. Archipel, Neu-Guinea, trop. Austral. (Formosa, Polynes., Ost-Afrika).

Die in Amerika weit verbreiteten Heliotropium inundatum und curaçavicum kommen häufig auf dem Strande vor; letzteres wird auch vom Cap, den Sandwichs-Ins. und Australien angegeben.

Tournefortia gnaphalodes ist Strandpflanze in West-Indien und Florida, T. arguzia Roem. et Schult. in Japan.

Unter den europäischen Asperifolien sind einzelne Arten und Varietäten von Omphalodes, Rochelia, Anchusa, Nonnea, Mertensia, Lithospermum, Echium mehr oder weniger ausschliessliche Halophyten.

Solanaceae (ca. 1750 od. 1500).

Keine der Solaneen des indischen Florenreichs wird in der Litteratur für den Strand erwähnt; ich habe jedoch auf den Dünen von

Wodjo eine Art mit fleischigen Blättern in mehreren Exemplaren beobachtet.

Die Betheiligung der Familie an der Strandflora scheint nirgendwo beträchtlich zu sein. Einige Arten von Solanum, Physalis, Withania, Cestrum, Datura, namentlich aber von Lycium scheinen mehr oder weniger ausgesprochene Halophyten zu sein.

Strandbewohner sind mir aus den Familien der Hydrophyllaceen und Polemoniaceen nicht bekannt.

Labiatiflorae.

Scrophulariaceae (ca. 2000).

Die Familie ist in der Strandflora des indischen Florenreichs nicht vertreten. In Europa begegnen wir auf dem Strande und an anderen salzreichen Standorten mehr oder weniger ausschliesslich halophytischen Arten von Linaria; mein Verzeichniss enthält deren 14 Arten, einschliesslich der nordamerikan. Linaria floridana. Halophil sind ferner in Europa Celsia Cavanillerii Kurze, Scrophularia ebulifolia Hffm., Sc. canina var. frutescens Boiss., endlich, aber nicht constant, Bartsia viscosa. In Nord-Amerika ist die Familie durch eine Art von Herpestis und zwei Gerardia in der Strandflora vertreten. Von Jamaica bis Brasilien wächst Stemodia maritima. Neu-Seeland hat eine halophile Veronica (V. macroura) und der extratropisch australische Mimulus repens R. Br. scheint häufig als Strandpflanze aufzutreten.

Labiatae (ca. 2700).

Anisomeles salviaefolia R. Br. — Timor, N. Australien.
?Ocimum canum Sims. — Vorderind., Ceylon, Java, (auch Binnenland, W. As., trop. Afr.).
Genioporum prostratum Benth. — Vorderindien.
?Gomphostemma flavescens Miq. — Java.

Einige Labiaten, Arten von Thymus, Sideritis, Stachys, Teucrium, im ganzen etwa 7, wachsen anscheinend als Halophyten auf dem Strande des Mittelmeers. Auch in Salzsteppen kommen einige Labiaten vor.

Aus Nord-Amerika sind mir nur zwei Arten von Calamintha als Strandpflanzen bekannt. Die Floren der anderen in diesem Verzeichniss berücksichtigten Gebiete haben mir nichts Bestimmtes ergeben. Im Ganzen scheinen also die Labiaten ziemlich wenig zur Lebensweise als Halophyten zu neigen.

Bignoniaceae (ca. 450).

Dolichandrone spathacea L. fil. sp. — Trop. O. Asien, Neu-Guinea (auch Binnenland?).

Acanthaceae (ca. 1500).

Calophanes littoralis T. And. — Dekkan, Ceylon.
Eranthemum pacificum Engl. — Neu-Hannover.
Hemigraphis reptans Engl. — Neu-Hannover, Ins. Tanna.
Acanthus ilicifolius L. — Malabar bis Ceylon, Sunderbunds bis Malakka, Mal. Archip., S. China, Philippin., Neu-Guinea, N. Austr.
— volubilis Wall. — Mal. Penins., Siam.
— neo-guineensis Engl. — Neu-Guinea.

Pedalineae (ca. 46).

?Sesamum rostratum Retz. — Madras.

Verbenaceae (700).

Lippia nodiflora Rich. — Beinahe alle tropischen und subtropischen Küsten (auch Binnenland).
Premna integrifolia L. — Vorder- und Hinterindien, Mal. Archip., Neu-Guinea, N. Austral. (Liukiu, Formosa, Polynesien, Ost-Afr.).
— obtusifolia R. Br. — Trop. Austral.
Vitex trifolia L. — Trop. Ost-Asien, trop. Austral. (Süd-Japan, Polynesien, ostafrikan. Inseln. — Auch Binnenland?).
— pubescens Vahl. — Vorder- und Hinterindien, Mal. Archip. (auch Binnenland).
Clerodendron inerme Gaertn. — Vorder- und Hinterind., Ceylon, Malay. Archip., Neu-Guinea, Nord-Australien. (Liukiu, Formosa, Polynesien).
— neriifolium Wall. — Hinterind., Mal. Archip., Süd-China. (Polynesien).
Avicennia officinalis L. — Asiatische Küste u. Inseln von Amoi bis Sinai (Chatham-Ins., Nord-Neu-Seeland, Neu-Guinea, Australien, Ost-Afrika bis Natal).

Avicennia tomentosa Jacq. und Av. nitida Jacq. sind wichtige Bestandtheile der amerikanischen, letztere auch der westafrikanischen Mangrove. Vitex littoralis ist Strandpflanze in Neu-Seeland.

Plantaginaceae.

Mehrere Arten von Plantago wachsen als mehr oder weniger ausschliessliche Halophyten in Europa, Nord-Amerika und Australien; P. varia R. Br. var. hispida kommt auch in Queensland vor. Aus den übrigen Labiatifloren-Familien sind mir Halophyten nicht bekannt.

Campanulinae.

Campanulaceae (ca. 550).

Die Familie fehlt in der indischen Strandflora. Als Halophyt ist mir aus derselben nur Jasione montana var. littoralis bekannt.

Lobeliaceae (ca. 540).

Lobelia anceps Thunb. — Trop. u. extratrop. Australien (auch Binnenland).

Pratia platycalyx Benth. bewohnt meist „subsaline pastures“ in Victoria.

Goodeniaceae (210).

Goodenia paniculata Sm. — Queensland bis Victoria (auch Binnenl.).
?Calogyne pilosa R. Br. — N. Austral., Queensland.
Scaevola Koenigii Vahl. — Trop. Ost-Asien (Liukiu, Formosa, Bonin, ostafrik. Inseln).
— Lobelia L. (= Sc. Plumieri. Vahl.) — Meiste trop. u. subtrop. Küsten beider Hemisph., fehlt in Australien.
— piliplena Miq. — Java.
— micrantha Presl. — Philippinen.
— suaveolens R. Br. — Queensland und extratrop. Austral.

Die meisten Scaevola-Arten sind halophil. Goodenia repens ist eine Strandpflanze Neu-Seelands.

Cucurbitaceae (ca. 633).

Aechmandra indica Wight. — Cochinchina, Molukken.

Ecballium Elaterium Rich. und Cucumis Colocynthis bewohnen häufig salzreiche Standorte. Das gleiche gilt von einigen tropisch-afrikanischen Cucurbitaceen, wie Adenopus breviflorus Benth., Cucumis-Arten etc.

Rubiinae.

Rubiaceae (c. 4500).

Oldenlandia corymbosa L. — Trop. Asien, Afr. und Am. (auch Binnenl.).
— maritima Wall. — Vorderindien.
Randia dumetorum Lamk. — Vorderindien, Mal. Archip., S. China (trop. O. Afr., auch Binnenl.).
Scyphiphora hydrophyllacea Gaertn. — Carnatic, Ceylon, Hinterindien, Mal. Archip., Philippinen, Neu-Guinea, N. Austral. (Neu-Caledonien).
Guettarda speciosa L. — Beinahe alle trop. Küsten.
? Bobea Forsteri Cham. — Sumatra, Gesellschaftsinseln.
Timonius sericeus Desf. sp. — Mal. Archip., N. Guinea, Austral. (auch Binnenl.).
? Vangueria oligantha Miq. — Salajer, Soembawa.
Ixora timorensis Dene. — Timor, Neu-Guinea, trop. Austral.
Pavetta paludosa Bl. — Java.
— littorea Miq. — Flores.
Morinda citrifolia L. — Trop. O. Asien, trop. Austral., Polynesien. (Trop. Afr. [ob wild?]. Auch Binnenland, viel cultiv.).
— celebica Miq. — Celebes.
Hydrophylax maritima L. — Vorderindien, Ceylon, Mal. Archip.
Spermacoce hispida L. — Trop. Ost-Asien.

Die Familie enthält einige der weit verbreitetsten und innerhalb ihres Verbreitungsgebiets häufigsten tropischen Strandpflanzen, wie Scyphiphora, Guettarda speciosa, Morinda citrifolia. Die Rubiaceen sind auf dem europäischen Strande (Galium arenarium, Crucianella maritima L.) und dem temperirt nordamerikanischen (Oldenlandia rotundifolia) nur schwach vertreten. Entsprechend dem grösseren Artenreichthume der Familie finden wir im subtropischen und tropischen Amerika auch etwas zahlreichere Halophyten aus den Gattungen Genipa, Machaonia, Erithalis, Guettarda, Antirrhoea, Strumpfia, Morinda, Ernodea, Spermacoce etc. Oldenlandia congesta Balf. fil. ist eine endemische Strandpflanze auf Mauritius, Ixora obliqua gehört in Madagascar zur Barringtoniaformation, Enterospermum littorale Hiern und Gardenia zanguebarica Hiern wachsen auf dem ostafrikanischen Strande, Cuviera subuliflora Benth. und Diodia maritima Thonn. auf dem westafrikanischen, erstere auch in Westindien, Psilanthes Mannii Hook. f. ist eine littorale Pflanze von Fernando Po. Der neuseeländische Strand ernährt halophile Coprosma-Arten.

Unter den Caprifoliaceen ist mir nur Lonicera canescens Schomb. (Spanien) als Halophyt bekannt.

Aggregatae.

Compositae (ca. 10200).

Adenostemmma viscosum Forst. — Ubiq. tropisch (auch Binnenland).
Blumea lactucaefolia D. C. — Neu-Mecklenb. (Verbreitung?)
Conyza indica Miq. — Hinterind., Mal. Archip., S. China.
Eclipta alba Hassk. var. prostrata Miq. — Trop. As. (Japan. — Auch Binnenl.).
Wedelia biflora D. C. — Indisches Florenreich (Ost-Afrika).
— calendulacea Less. — Indisches Florenreich. (Japan. — Auch Binnenl.?).
Wollastonia glabrata D. C. — Java.
— procumbens D. C. — Australien.
Microrhynchus sarmentosus D. C. — Trop. Asien. (Trop. Ost-Afrika u. Aegypten).

Einige Gattungen der Compositen sind vorwiegend halophil, wie Artemisia. Der europäische Strand ist reich an Compositen: sie gehören zu den Gattungen Aster, Helichrysum, Inula, Asteriscus, Diotis, Anthemis, Lyonetia, Chrysanthemum, Artemisia, Senecio, Calendula, Arctotis, Silybum, Centaurea, Carduncellus, Helminthia, Cichorium, Hedypnois, Crepis, Hieracium, Sonchus, Picridium, Tragopogon, Zollikoferia, Microrhynchus, Andryala.

Auf dem nordamerikanischen Strande finden wir Arten von Coelestina, Heterotheca, Chrysopsis, Solidago (mehrere Arten), Aster (id.), Baccharis, Pluchea, Gnaphalium, Iva, Ambrosia, Borrichia, Helianthus, Coreopsis, Flaveria, Artemisia.

Strandbewohner sind in Japan nur einige wenige Arten aus den Gattungen Chrysanthemum, Gynura, Crepis, Ixeris.

Aus Westindien sind mir Littoralpflanzen bekannt aus den Gattungen Isocarpha, Borrichia, Spilanthes, Pectis, aus Mozambique Emilia gracilis.

Salzliebend, vorwiegend Strandbewohner, sollen in Australien, Tasmanien, Neu-Seeland Arten sein aus den Gattungen Olearia, Helichrysum, Angianthus, Calocephalus, Cassinia, Wollastonia, Senecio.

Aus der Familie der Valerianaceen sind mir Strandbewohner nicht

bekannt. Einige Scabiosa-Arten der europäischen und westasiatischen Flora sind halophil.

Liliifloren.

Liliaceae (ca. 2300).

Littorale Liliaceen sind mir in der indischen Flora nicht mit Sicherheit bekannt. Die Familie ist in den europäischen Strandformationen durch einzelne Arten von Asparagus, Smilax, Aloë, Allium, in den östlich-nordamerikanischen durch solche von Smilax und Yucca, in den australischen durch solche von Tricoryne vertreten.

Amaryllidaceae (ca. 650).

Crinum asiaticum L. [1]) — Vorder- und Hinterindien, Mal. Archip., trop. Austral. (Polynesien, Japan).

— macrantherum Engl. — N. Guinea, N. Mecklenb., N. Hannover.

Pancratium zeylanicum L. [1]) — Vorderindien, Ceylon, Java.

Narcissus viridiflorus Schomb. und Pancratium maritimum sind Strandgewächse der europäischen Flora, Crinum floridanum, Hymenocallis caribaea, Agave rigida var. sisolana solche der nordamerikanischen bezw. westindischen.

Taccaceae.

Tacca pinnatifida Forsk. — Mal. Archip., trop. Australien. (Bonin-Inseln, Polynesien, Madagascar).

Flagellariaceae.

Flagellaria indica L. — Indisches Florenreich. (Trop. Afr. — Auch Binnenland.)

Juncaceae.

Die Familie fehlt in der indischen Strandflora. Mehrere Juncus-Arten der temperirten Zonen sind mehr oder weniger an maritime Standorte gebunden (Junci thalassici von Buchenau).

Die Haemodoraceen, Bromeliaceen und Iridaceen fehlen in der indischen Strandvegetation und sind auch in den übrigen von mir berücksichtigten Floren selten an salzreiche Stellen gebunden.

---

[1]) Genau ist mir die Verbreitung dieser Arten nicht bekannt.

Enantioblastae.

Centrolepidaceae, Restiaceae, Eriocaulaceae, Xyridaceae, Commelinaceae.

Halophyten aus dieser Reihe sind mir für das indische Florenreich nicht mit Sicherheit bekannt. Centrolepis humillima F. Muell. wächst an Salzlagunen in Westaustralien, Tradescantia floridana in Nord-Amerika.

Spadiciflorae.

Palmae (ca. 1100).

Areca Nibung Mart. — Mal. Archipel.
Arenga obtusifolia Mart. — Java, Sumatra. (Auch Binnenland.)
Licuala paludosa Griff. — Andaman-Ins. (Verbr. ?).
Phoenix paludosa Roxb. — Gangesdelta, Birma.
Calamus littoralis Bl. — Java.
Metroxylon Rumphii Mart. — Molukken.
— longispinum Mart. — Amboina.
Cocos nucifera L. — Alle tropischen Küsten.
Nipa fruticans Wurmb. — Trop. As. und Austral., Neu-Guinea.

Die kleine Liste gibt jedenfalls nur eine höchst unvollkommene Vorstellung der Betheiligung der Palmen an den Strandformationen; aus der Litteratur kann ich leider nichts Genaueres entnehmen.

Palmen scheinen vielfach auf Salzboden zu gedeihen, meist jedoch ohne an solchen gebunden zu sein. Wahre Wälder von Sabal Palmetto sah ich auf den Dünen in Florida, ebenso aber auch im Binnenland, namentlich auf den sandigen Ufern der Seen. Thrinax parviflora Sw. bewohnt auf den Antillen „maritime places", und das gleiche scheint von dem tropisch-afrikanischen Borassus flabelliformis L. zu gelten. Lodoicea Sechellarum Labill. dürfte, nach dem bekannten Vorkommen ihrer Früchte, ebenfalls den Strand bewohnen; über den Standort dieser berühmten Palme enthält Baker's Flora nichts.

Pandanaceae.

Mehrere Arten von Pandanus, anscheinend auch einzelne Freycinetia-Arten (F. strobilacea Bl.) kommen in den indischen Strandformationen vor und sind z. B. auf Java und den Koralleninseln der

Javasee häufig. Es war mir nicht möglich, mit der vorliegenden Litteratur, in einer irgendwie befriedigenden Weise diese littoralen Arten zusammenzustellen.

Araceae (ca. 900).

Epipremnum mirabile Schott. — Java, Neu-Hannover.
Pothos Zippelii Schott. — Amboina, Neu-Guinea.

Montrichardia aculeata Crueg. wächst auf den Antillen und in Guiana gesellig in der Nähe des Meeres, aber auch, wie es scheint, im Binnenland. Alocasia macrorrhiza Schott, in Japan, soll eine Strandpflanze sein.

Glumiflorae.

Cyperaceae (ca. 2200 od. 3000).

Cyperus tuberosus Rottb. — Trop. As. (Trop. Afr.).
— pennatus Lam. — Indisches Florenreich (excl. trop. Austral.?).
— procerus Vahl. — Vorderindien, Pegu.
— mucronatus L. — Alle wärmeren Gebiete.
— bulboso-stoloniferus Steud. — Java.
— septatus Steud. — — Java, Sumatra. (Japan.)
— kyllingioides Vahl. — Vorder- und Hinterindien. (Madagascar, Capland.)
Fimbristylis glomerata Nees. — Alle trop. Küsten (auch Binnenland).
— squarrosa Vahl. — Vorder- und Hinterindien, Mal. Archipel (S. Amerika?).
— cyrtophylla Miq. — Java.
— dasyphylla Miq. — Java.
— rigida Kth. — Vorder- und Hinterindien, Java, Sumatra, Phillippinen. (Mauritius).
Abildgaardia javanica Steud. — Java.
Scirpus maritimus L. — Kosmopolit (auch Binnenland).
— grossus L. Vorderindien, Sumatra, Philippinen, trop. Australien. (Extratrop. Australien.)
Isolepis armerioides Miq. — Java (Verbr.?)
Lepironia mucronata Rich. — Bangka.
Remirea maritima Aubl. — Alle trop. Küsten.

Die Liste ist jedenfalls sehr unvollständig. Die Cyperaceen sind durch mehr oder weniger zahlreiche Arten in der Strandflora beinahe aller Küsten vertreten, in Europa durch Arten von Cyperus, Scirpus,

Schoenus, Carex; in Nord-Amerika durch Arten der gleichen Gattungen ausserdem von Heleocharis, Fimbristylis, Rhynchospora, Cladium; in Westindien durch Arten von Cyperus, Kyllinga, Scirpus, Cladium; in Australien durch Arten von Scirpus, Schoenus, Lepidosperma, Reedia. Die Strandflora Japans enthält einige endemische Carex-Arten.

Gramina.

Rottboellia muricata Retz. — Sumatra, Java (auch Binnenl.).
Ischaemum muticum L. — Mal. Archip., Birma.
Perotis latifolia Ait. — Mal. Archip.
Zoysia pungens Willd. — Ind. Florenreich. (Mascarenen).
Digitaria Pseudo-Ischaemum Büse. — Sumatra.
Setaria respiciens Hochst. — Java. (Abessinien).
Cenchrus echinatus L. — Nahezu alle trop. Küsten.
— calyculatus Cav. — Polynesien (Neu-Caledonien).
Stenotaphrum subulatum Trin. — Philippinen, Molukken. (Mascarenen).
— americanum Schrank. — Alle trop. Küsten.
Spinifex squarrosus L. — Vorder- und Hinterindien, Mal. Archip.
— hirsutus Labill. — Trop. Austr.
— longifolius R. Br. — Trop. Austr. (W. Austr.)
Thuarea sarmentosa Pers. — Indisches Florenreich. (Madagascar, Mascarenen).
Sporobolus virginicus Kunth. — Alle trop. u. zum Theil subtrop. Küsten.
Arrhenatherum muricatum. — Pegu.
Leptochloa Wightii. — Pegu.
Kerinozoma littoralis Kolb. — Java.
Lepturus incurvatus Trin. — O. Ind. (extratrop. Austr., Neu-Seeland).
— repens R. Br. — Trop. Austr. (Polynesien.)

Die Familie der Gräser ist an den europäischen Küsten durch zahlreiche Arten vertreten, die allerdings, zum Theil, auch im Innern vorkommen und dann eher arenophil als halophil sind. Zu den exclusiven Strandgräsern der französischen Flora rechnet Contejean: Phleum arenarium, Psamma arenaria, Agrostis pungens, Polypogon littoralis, P. maritimus, P. monspeliensis, Glyceria maritima, Gl. festucaeformis, Gl. procumbens, Poa loliacea, Spartina stricta, Sp. alterniflora, Elymus arenarius, Triticum junceum, Lepturus incurvatus,

Hordeum maritimum, während Koeleria albescens und Lepturus filiformis weniger exclusiv, Vulpia bromoides beinahe gleichgültig sein sollen. Koch erwähnt in seiner Synopsis für Deutschland Arten von Phleum, Spartina, Polypogon, Agrostis, Ammophila, Melica, Poa, Glyceria, Dactylis, Triticum, Elymus, Hordeum, Lepturus als Strandgewächse. Nach Willkomm sind in der iberischen Halbinsel Strandhalophyten Arten von Crypsis, Phleum, Phalaris, Holcus, Stipa, Aristida, Sporobolus, Agrostis, Polypogon, Chaiturus, Ammophila, Ampeloderma, Corynephorus, Poa, Dactylis, Sphenopus, Sclerochloa, Vulpia, Bromus, Agropyrum, Elymus, Hordeum, Lepturus, Hemarthria.

Gray und Chapman erwähnen als Halophyten der atlantischen Küste Nord-Amerikas Arten von Vilfa, Sporobolus, Aristida, Spartina, Leptochloa, Tricuspis, Glyceria, Triticum, Hordeum, Panicum, Cenchrus, Polypogon, Muehlenbergia, Calamagrostis, Eustachys, Triplasis, Eragrostis, Uniola, Phalaris, Paspalum, Setaria, Stenotaphrum, Monantochloe, Aristida, Cynodon, Andropogon.

Die tropischen, und, wie es scheint, die australischen Küstenstriche sind weniger reich an Gamineen als die nordtemperirten. Aus Bentham's Flora Australiens und Hooker's Flora of New Zealand lässt sich nur für wenige Arten bestimmt entnehmen, dass sie Strandbewohner sind.

Scitamineae.

Als Halophyten lebende Scitamineen sind mir nicht bekannt.

Orchidaceae.

Die Orchideen sind im Allgemeinen ausgesprochen salzscheu; sie werden ausnahmsweise an salzreichen Stellen beobachtet. Ob die mediterrane Orchis saccata Ten., welche nach Willkomm auf dem Strande der iberischen Halbinsel vorkommt, ein ausschliesslicher Halophyt ist, ist mir nicht bekannt. Gelegentlich kommen Orchideen als Epiphyten an geschützten Stellen der Mangrove und der Barringtoniaformation vor, da, wo sie wohl kaum von salzhaltigen Dämpfen erreicht werden.

Die Klasse der **Helobiae** enthält in den temperirten Ländern einige Halophyten (Arten von Triglochin, Damasonium), kommt aber für unser Gebiet nicht in Betracht.

Es ergibt sich aus der vorhergehenden Zusammenstellung mit Sicherheit, dass die Vertheilung der Halophyten auf die verschiedenen Verwandtschaftsgruppen der Phanerogamen eine höchst ungleichmässige ist. Gewisse Familien enthalten einen hohen Procentsatz von Halophyten, ja bestehen sogar beinahe ausschliesslich aus solchen, wie die Chenopodiaceen, Frankeniaceen, während andere beinahe nur aus salzscheuen Arten bestehen und keine oder kaum eine Art enthalten, die an salzreiche Standorte gebunden wäre. Es gibt allerdings auch Familien, die eine vermittelnde Stellung einnehmen. Die durch bedeutenden Reichthum an Halophyten ausgezeichneten Familien und Familiengruppen sind, in der Reihenfolge meines Verzeichnisses, folgende:

a) Die Klasse der Centrospermen (Polygonaceae, Chenopodiaceae, Amarantaceae, Nyctaginaceae, Caryophyllaceae, Aizoaceae, Portulacaceae) mit Ausnahme vielleicht der kleinen Familie der Phytolaccaceae. Das Maximum der Halophilie finden wir hier bei den Chenopodiaceen, deren Arten bekanntlich, auch wenn sie nicht der Strandflora gehören, salzreiche Standorte bewohnen.

b) Unter den Rhoeadinen die Cruciferen, die jedoch in Bezug auf Halophilie die Chenopodiaceen nicht erreichen. Auch bei den andern verwandten Familien (Papaveraceae, Fumariaceae, Capparidaceae) kommen relativ viele salzliebende Arten vor, sowohl auf dem Strande, wie im Binnenlande.

c) In der wenig natürlichen Klasse der Cistifloren sind die Tamaricaceae und namentlich die Frankeniaceae durch Neigung zur Halophilie ausgezeichnet.

d) Die Klasse der Columniferen ist sehr reich an typischen Halophyten, die vornehmlich zu den Malvaceen, aber auch zu den Tiliaceen und Sterculiaceen gehören.

e) Die Familie der Euphorbiaceen enthält zahlreiche Halophyten, die vornehmlich zur Gattung Euphorbia gehören.

f) Unter den Myrtifloren enthalten die Combretaceen, Lythraceen und namentlich die Rhizophoraceen sehr zahlreiche typische Halophyten. Solche kommen in etwas geringerer relativer Anzahl auch bei den Myrtaceen vor, und verschiedene wasserbewohnende Halorageen leben im Meer- und Brakwasser. Dagegen ist die sehr natürliche Familie der Melastomaceen ausgesprochen salzscheu.

g) Unter den Primulinen sind die Plumbagineen durch einen enormen Procentsatz von Halophyten ausgezeichnet. Solche kommen auch in relativ ziemlich bedeutender Anzahl bei den beiden anderen Familien der Klasse, Primulaceen und Myrsinaceen vor. Auch die manchmal zu derselben Verwandtschaft gerechneten Plantagineen enthalten viele Halophyten.

h) Unter den Campanulinen sind die Goodeniaceen durch grossen Reichthum an Halophyten ausgezeichnet.

i) Unter den Spadicifloren sind die Pandaceen zum grossen Theil Halophyten.

k) Die Glumaceen sind durch zahlreiche Arten in den Strandformationen vertreten. Aus dem Vorkommen vieler Arten, auch im Binnenland auf Sand- oder Sumpfboden, ist jedoch zu entnehmen, dass die physikalischen Bedürfnisse eine Hauptrolle bei ihrem Auftreten in der Strandflora spielen.

Die grossen Familien der Papilionaceen, Umbelliferen, Rubiaceen, Compositen enthalten eine beträchtliche Anzahl von salzliebenden Pflanzen; angesichts ihrer grossen Artenzahl kann jedoch nicht behauptet werden, dass sie besonders reich daran wären.

Ausgesprochen salzscheu sind die Klassen der Amentaceen, Piperinen, Urticinen, Polycarpien (mit mehreren Ausnahmen, namentlich Anonaceen, die jedoch nicht sehr salzreichen Boden bewohnen), Aesculinen (incl. Malpighiaceen; einige Ausnahmen unter den

Sapindaceen), Rosifloren, Saxifraginen, Opuntinen (mit einigen Ausnahmen, die jedoch nie ausgesprochen halophil sind), die Familien der Melastomaceen, Ericaceen, Campanulaceen, Lobeliaceen, ?Cucurbitaceen (mit einigen Ausnahmen, namentlich in Afrika), Orchideen, Araceen, wohl auch die Commelinaceen.

Die Untersuchungen, die ich angestellt habe, um den Grund der ungleichen Fähigkeit verschiedener Pflanzenarten auf salzreichem Boden zu gedeihen und den Zusammenhang dieser Fähigkeit mit der systematischen Verwandtschaft ausfindig zu machen, haben mich nicht zu sehr befriedigenden Resultaten geführt. Immerhin werden vielleicht die Ergebnisse derselben als ein Beitrag zur Lösung dieser Frage gelten dürfen.

Einfacher und klarer als bei den Halophyten im gewöhnlichen Sinne sind die Erscheinungen bei den Nitrophyten, welche ich daher zum Ausgang meiner Betrachtungen wählen möchte, obwohl sie nicht in den Rahmen dieser Arbeit hineingehören. Auch bei diesen ist die Fähigkeit, salpeterreiche Standorte zu besiedeln, sehr ungleich, und auch hier ist ein Zusammenhang dieser Eigenschaft mit der systematischen Verwandtschaft unverkennbar.

Ein Beispiel, welches die ungleiche Befähigung, sich an salpeterreichem Standorte zu behaupten, gut illustrirt und das ich bereits in einer anderen Arbeit verwerthet habe, bieten die grossen Composthaufen des hiesigen botanischen Gartens. Obwohl zahlreiche Pflanzenarten in ihrer Nähe cultivirt werden oder in den parkartigen Anlagen wildwachsen, und obwohl sie in Bezug auf Feuchtigkeit und Beleuchtung sehr verschiedenartige Bedingungen bieten, so ist die Flora, die alljährlich die neu gebildeten Haufen überzieht, doch nur aus wenigen und immer denselben Arten zusammengesetzt: Solaneen, Cruciferen, Chenopodiaceen, Urticeen, Fumaria officinalis etc., überhaupt denjenigen Pflanzen, die

salpeterreiche Standorte, wie Schutthaufen, gedüngte Felder u. s. w., im Allgemeinen bewohnen. Im Frühjahr, bei Beginn der Vegetation, ist das Bild jedoch ein anderes; da keimt durcheinander ein buntes Pflanzengemisch, so z. B. Acer-Arten, Aesculus Hippocastanum, Melilotus officinalis, Trifolium-Arten, Vicia angustifolia, Cytisus sp.; diese Pflanzen bleiben aber klein und kümmerlich, nicht etwa jedoch, weil sie von den übrigen verdrängt werden, denn ihr Wuchs ist im Anfang kein dichter, sondern offenbar weil das Substrat ihnen nicht zusagt, wie an der Erkrankung der jungen Ahorne direct erkennbar ist. Behandelt man Schnitte der üppig wuchernden Arten mit Diphenylamin, so erhält man aus allen Organen eine aussergewöhnlich intensive Nitratreaction, während eine solche bei den kümmerlich wachsenden Arten nur in der Wurzel deutlich ist und den Blättern namentlich ganz fehlt. Es geht daraus hervor, dass der Boden reichlich Nitrate enthält, die von den üppig wachsenden Arten gierig aufgesogen werden, während die kümmerlich bleibenden sie relativ in geringer Menge dem Boden entnehmen und namentlich ihr Laub gegen eine Anhäufung von Nitraten schützen.

Durch Topfculturen können wir uns leicht überzeugen, dass in der That grössere Nitratmengen von ungleichen Pflanzenarten ungleich ertragen werden. Begiessen wir Pflanzen aus möglichst verschiedenen Sippen mit Nitratlösungen von 1 bis 3 %, so werden wir, je nach der Concentration der Lösung, schon nach wenigen Tagen oder erst nach einigen Wochen ein sehr ungleiches Verhalten der verschiedenen Arten feststellen. So wurden, vom 25. Mai 1888 an, Topfpflanzen von Lychnis silvestris, Stellaria media, Datura Metel, Helianthus annuus, Chenopodium album, Urtica dioica mit einer Lösung von Kalisalpeter begossen, deren Concentration zuerst 1 %, dann 2 %, vom 2. Juni an 3 % betrug. Die Lychnis starb schon nach drei Tagen, ihr folgte bald Stellaria media; Urtica lebte bis zum 20. Juni weiter; am 23. erfolgte der Tod des Helianthus. Datura und Chenopodium

lebten dagegen weiter, anscheinend gesund, nahmen aber nicht mehr an Grösse zu. Andere Versuchsreihen führten zu ähnlichen Resultaten. Datura-Arten und Chenopodium album waren stets besonders resistent; mit andern Gattungen der Solaneen und Chenopodiaceen wurden Versuche nicht angestellt.

Prüfen wir Pflanzenarten, die gewöhnlich in der Nähe von Düngerhaufen u. s. w. wachsen, an anderen weniger nitratreichen Standorten auf ihren Gehalt an Salpetersäure, so finden wir letzteren auch dann hoch, wenn die übrigen Gewächse nur schwach oder gar nicht reagiren. Im Zellsafte der Pflanzen, die gerne salpeterreiche Standorte besiedeln, sind demnach, unter natürlichen Bedingungen, Nitrate stets relativ reichlich gelöst, auch wenn der Boden arm daran ist, während die an solchen Standorten nicht oder nur kümmerlich gedeihenden Arten stets relativ arm daran blieben. Auf nitratreichem Boden dringt in die nitratscheuen Pflanzen mehr Salpetersäure ein, als sie vertragen können; sie wachsen kümmerlich und gehen schliesslich zu Grunde, während die nitratholden aus demselben Substrat weit mehr Salpetersäure aufnehmen, aber dadurch in ihren Stoffwechselprozessen, in ihrem Wachsthum nur befördert werden. Wie Topfculturen zeigen, vermögen auch die Salpeterpflanzen, da ihr Plasma an Nitrate gewöhnt ist, dort weiter zu existiren, wo der Salpeterreichthum das Optimum für sie weit überschreitet, und wo andere Arten alsbald sterben.

Die nitratholden Gewächse speichern schon auf frühen Stadien grosse Mengen von Salpetersäure auf, die sie zum Theil erst viel später, zum Theil gar nicht verarbeiten; die nitratscheuen decken ungefähr nur den augenblicklichen Bedarf. Die Menge der in einer Vegetationsperiode von einer nitratholden und einer nitratscheuen Pflanze aufgenommenen Salpetersäure mag vielleicht ungefähr die gleiche sein. Die Ursache dieses ungleichen Ernährungsmodus bleibt uns vor der Hand ganz unklar; wir haben aber, und mehr wollten wir zunächst nicht erreichen,

den Grund der Bevorzugung salpeterreicher Standorte durch gewisse Arten, der Vermeidung der gleichen Standorte durch andere Arten auf bestimmte physiologische Eigenschaften zurückgeführt. Diese physiologischen Eigenschaften sind manchmal mit der systematischen Verwandtschaft verknüpft. Gewisse Sippen sind sehr nitrathold, wie die Chenopodiaceen, Amarantaceen und andere Centrospermen, die meisten Cruciferen und andere Rhoeadinen, die Solaneen, Urticeen im engeren Sinne; andere sind ausgesprochen nitratscheu, wie die Rosaceen, Amentaceen. Gewisse Familien enthalten allerdings nitratscheue und nitratholde Arten, wie die Papilionaceen; der Zusammenhang zwischen der Neigung oder Abneigung Salpetersäure aufzuspeichern und der systematischen Verwandtschaft ist aber für gewisse Fälle nicht abzuleugnen. Wir haben es hier mit einem neuen Beweis dafür zu thun, dass die systematische Verwandtschaft nicht bloss in der Form, sondern auch häufig in den Erscheinungen des Stoffwechsels zum Vorschein tritt; das Vorkommen gewisser Alkaloide, ätherischer Oele, namentlich des Inulins, des Mannits etc., sind dafür altbekannte Beispiele. In neuerer Zeit ist, namentlich von Arthur Meyer und mir, gezeigt worden, wie gewisse Sippen in ihren Blättern bei der Assimilation constant Stärke, andere constant Glycose oder bestimmte andere Zuckerarten erzeugen. Solche Beziehungen sind aber nicht in allen Familien erkennbar, ebensowenig wie die Neigung bezw. Abneigung, Nitrate anzuhäufen, und die damit verknüpfte Befähigung bezw. Unfähigkeit, nitratreiche Standorte zu besiedeln.

Es liegt der Gedanke nahe, dass bei der Besiedelung von chlorreichen Standorten ähnliche Eigenschaften maassgebend sind, als bei denjenigen von nitratreichen, dass die ungleiche Neigung Chloride aufzuspeichern und in Folge davon die ungleiche Gewöhnung des Protoplasma an concentrirtere Lösungen solcher über das Gedeihen

oder Nichtgedeihen einer Pflanzenart in den Strandformationen entscheidet.

Es wird zwar angenommen, dass Chlor einen entbehrlichen Bestandtheil der Pflanzennahrung bildet. Thatsächlich wurde aber von Nobbe nachgewiesen, dass Polygonum Fagopyrum, gerade eine Pflanze, die grosse Mengen Chloride aufspeichert und zu einer halophilen Familie gehört, ohne Chlor nicht gedeiht und die Düngungsversuche haben gezeigt, dass Chloride in den Stoffwechsel wesentlich eingreifen, die organische Production oft wesentlich fördern, wenn auch in einer Weise, die dem Landwirth in manchen Fällen nicht willkommen ist. Ferner ist aus dem Umstande, dass aus dem gleichen Substrat gewisse Pflanzen sehr viel, andere sehr wenig Chlor entnehmen, zu schliessen, dass das Chlor für eine Anzahl Pflanzen keineswegs ein unnützer, wenn auch bei künstlichen Nährgemischen manchmal entbehrlicher Bestandtheil ihres Substrats bildet.

Nähere Untersuchung zeigt, dass Pflanzen, die gewöhnlich auf dem Meeresstrande oder an andern chlorreichen Standorten wachsen, auch aus gewöhnlichem Boden ungewöhnliche Mengen Chloride entnehmen. So enthalten, nach mehreren Analysen, [1]) die Wurzeln von Beta vulgaris bis 35,45 % ihrer Asche an Chlor; bei einer auf Sandstein gewachsenen Cochlearia anglica wurde 41,70 % der Asche an Chlor gefunden; Crambe maritima, auf gedüngtem Boden gezogen, enthielt daran 15,46 %; Apium graveolens bis 22,14 %; Asparagus officinalis bis 15 %, Eryngium maritimum 19,30 %. Beim Meerrettig wurde allerdings in der Wurzel nur 1,78 %, in den Blättern 5,54 % Chlor in der Asche gefunden.

Die mikrochemische Prüfung auf Chlor der Blätter indischer Halophyten, die im Botanischen Garten zu Buitenzorg auf gewöhnlichem Boden cultivirt werden, ergab eine intensive Reaction bei Excoecaria Agallocha, Terminalia Katappa, Climacandra

[1]) Die folgenden Zahlen aus Wolf's Aschenanalysen entnommen.

obovata, Paritium tiliaceum, Clerodendron inerme (etw. weniger reichlich), Scaevola Koenigii, Bruguiera eriopetala, Acanthus ilicifolius, Sonneratia acida, Allophyllus sundanus, Morinda citrifolia, Cerbera Odollam (etw. weniger), Wollastonia glabra, Ipomoea pes caprae. Mit nur drei Ausnahmen sind diese Pflanzen Holzgewächse, und solche pflegen sonst anorganische Salze nur wenig in ihrem Laub aufzuspeichern.

Eine nur schwache oder keine Reaction erhielt ich dagegen bei Hernandia sonora, Pandanus utilis, Nipa fruticans, Heritiera littoralis, Sophora tomentosa, Calophyllum inophyllum, Vitex trifolia, letztere auf sehr salzigem Boden nicht vorkommend, sondern wohl mehr arenophil als halophil.

Prüfung des Chlorgehalts zwischen Blättern von Exemplaren, die auf dem Strande von Java gewachsen waren, ergab intensive Reaction für Terminalia Katappa, Excoecaria Agallocha, Portulaca oleracea, Casuarina equisetifolia, Lantana Camara (zufäll. Halophyt), Aegiceras majus, Clerodendron inerme, Derris uliginosa, Guettarda speciosa, Stachytarpha indica (zufäll. Haloph.), Barringtonia speciosa, Climacandra obovata, Tournefortia argentea. — Wenig reagirten Calophyllum inophyllum und Sophora tomentosa, von welchen beiden Gartenexemplare nahezu chlorfrei waren, ferner Pongamia glabra, Dendrolobium Cephalotes, Canavanalia turgida, mit Ausnahme von Calophyllum sämmtlich Leguminosen.

Vergleichsweise sei der procentige Chlorgehalt der Asche für einige auf dem deutschen Meeresstrande gesammelte Pflanzen gegeben: Armeria maritima 12,69 bis 15,10; Artemisia maritima 26,68, in der Wurzel nur 1,99; Aster Tripolium, Blätter 43,00, Stengel 49,90, Blüthe 19,10; Chenopodium maritimum 44,06, Stengel 47,08; Arenaria media 36,55; Plantago media 43,53.

Es wäre von grossem Interesse, zu vergleichen wie sich der Chlorgehalt bei natürlichen Sippen, die viele Halophyten enthalten, zu demjenigen sol-

cher Sippen, die ausgesprochen salzscheu sind, verhält. Dafür wären ausgedehnte Culturversuche mit zahlreichen Arten auf gleich zusammengesetztem Substrat nöthig. Mit den vorhandenen Analysen ist für diese Frage nicht viel anzufangen, da sie an Pflanzen angestellt wurden, die auf verschiedenartigem Boden gewachsen und in verschiedenem Alter waren. Dennoch scheinen die von Wolf zusammengestellten Angaben über Chlorgehalt entschieden der Annahme günstig zu sein, dass in den ersteren Sippen auch die nicht als Halophyten lebenden Arten chlorreicher sind als bei denjenigen Sippen, die sich durch ausgesprochene Halophobie auszeichnen. So finden wir in Wolff's[1]) Aschentabellen für nicht halophytische Cruciferen folgende Zahlen: Kohlrabi, Blätter 8,37; Blumenkohl, Stengel und Blüthen 7,35; Brassica Rapa bis 16,30 im Blatt, bis 13,35 in der Wurzel; Brassica oleracea, grüne reife Blätter 11,44 und 13,08; Weisskohl, reife Blätter 13,65; Radieschen bis 18,42; Raphan. sativ., Blätter 5,16; Brassica Napus oleifera, Stroh 24,40; Grünraps bis 15,87; Rübsen, ganze blühende Pflanze 18,47; Capsella bursa pastoris 6,73. — Für Centrospermen: Chenopodium album 8,38; Arenaria rubra 5,69; Agrostemma Githago 4,55; Rumex Acetosella 2,9; Stellaria media 9,8 und 10,51; Spinacia oleracea 7,78 und 4,81; Rumex Acetosa bis 33,14; R. crispus 7,39; Lychnis vespertina 4,65; Spergula arvensis bis 9,10; Polygonum Fagopyrum, ungedüngt, Stroh 7,89 (id. mit Kochsalz gedüngt 17,42); dasselbe, Grünfutter 5,38; Herniaria glabra bis 3,19; Dianthus Caryophyllus, Blätter 1,46, Blüthen 5,42; Rheum palmatum 5,37. — Für Primulaceen und Plantagineen: Lysimachia Nummularia 7,80; Plantago lanceolata 8,76; Primula farinosa 9,63 (Stengel 11,15); Prim. acaulis 20,55; P. veris 8,59; Anagallis arvensis 4,5. — Für Compositen: Cichorium Intybus bis 10,59 in der Wurzel, 22,90 in den Blättern; Chrysanthe-

[1]) Wolf l. c. I. p. 133.

mum Segetum bis 12,50; Cnicus lanceolatus bis 15,52; Conyza squarrosa 5,74; Filago germanica 5,30; Gnaphalium Leontopodium 4,26; Leontodon Taraxacum 2,65; Matricaria Chamomilla bis 10,78; Senecio Jacobaea 13,97; S. vulgaris bis 12,03; S. vernalis 6,37; Lactuca sativa, Stengel und Blätter 7,18; Achillea Millefolium 13,17; Carduus acaulis 0,62; Centaurea Cyanus 6,78; Cent. nigra bis 7,32; Tussilago farfara 7,82. — Für Euphorbiaceen: Euph. amygdaloides 4,99; E. helioscopia 7,43. — Für Umbelliferen: Daucus Carota, Blätter bis 17,19 (Wurzel Spur bis 10,49); Anethum graveolens, Blätter und Blüthen 10,42; Stengel 13,25; Pastinaca sativa bis 4,34; Aethusa Cynapium 4,30; Foeniculum officinale 8,21. — Für Convolvulaceen: Batate 15,06. — Für Malvaceen: Gossypium herbaceum, Blätter, bis 10,47. — Durch grossen Chlorgehalt der Asche (bis 20 %) sind viele Cyperaceen und Juncaceen ausgezeichnet.

Für den Chlorgehalt der Asche der Vertreter ausgesprochen halophober Sippen finde ich in demselben Werke folgende Zahlen: Amentaceen: Fagus silvatica, Blätter, bis 1,26 (meist unter 1); Eiche, Blätter 0,12; Birke, id. 0,32; Weide (sp.?) bis 0,92. — Urticineen: Hanf, ganze Pflanze bis 3,61; Hopfen, ganze Pflanze bis 5,20 (Stengel bis 10,11; Blätter bis 3,39); Morus Lhou bis 3,15; M. alba bis 2,98 (meist 1—2); Ficus Carica 1,70. — Rosifloren: Agrimonia Eupatoria 4,69; Potentilla Fragariastrum 8,76; Poterium Sanguisorba 3,03; Spiraea Ulmaria 3,05; Rubus fruticosus, junge Zweige ohne Blätter 1,73; R. Idaeus 1,27; Rosa canina 1,75; Rosa centifolia, Stengel 2,78, Blätter 0,89, Blüthen 0,57. — Für Ericineen: Calluna bis 4,86; Erica carnea bis 2,43; E. ciliaris 4,09; E. cinerea 3,39; E. Tetralix 2,06; Vaccinium Myrtillus 2,4. — Für Araceen: Arum maculatum 1,65. — Für Orchideen: Orchis laxiflora 7,98; O. maculata 4,40; O. Morio 4,81.

Die Zahlen sind, wie nicht anders zu erwarten, sehr schwankend. Es fällt aber gleich auf, dass während der Procentgehalt

von Chlor in der Asche bei den Pflanzen der zweiten Categorie nur ausnahmsweise 5 überschreitet, diese Zahl von der grossen Mehrzahl derjenigen unserer ersten Categorie weit überschritten wird und erst die Zahlen von 20 aufwärts als Ausnahmen gelten müssen. Der ziemlich hohe Chlorgehalt der Asche von Orchis laxiflora erklärt sich daraus, dass dieselbe eine Sumpfpflanze ist, und dass an wasserreichen Standorten oder im Wasser lebende Pflanzen relativ reich an Chloriden zu sein pflegen.

Hätten wir, anstatt des Procentgehalts der Asche an Chlor, denjenigen der ganzen Pflanze unseren Betrachtungen zu Grunde gelegt, so würden wir für die Amentaceen noch relativ geringere Chlormengen erhalten haben, während wir im Uebrigen zu ähnlichen Resultaten gelangt wären.

Mikrochemische Untersuchungen über die Chlorreaction von Pflanzen, die auf einem der Beete der Rosaceen im hiesigen botanischen Garten gewachsen waren, führten mich zu ganz ähnlichen Resultaten, die ich bereits in einer früheren Arbeit mitgetheilt habe; die untersuchten Rosaceen (Fragaria vesca, Sanguisorba officinalis, Agrimonia Eupatorium, Acaena sarmentosa, Potentilla mollissima) reagirten kaum oder gar nicht auf Chlor, während die dazwischen wachsenden Unkräuter (Impatiens parviflora, Calystegia sepium, Fumaria Vaillantii, Lamium album, Solanum nigrum, Euphorbia Peplus, Senecio vulgaris) sich sämmtlich als chlorhaltig, zum Theil als sehr chlorreich erwiesen. Die Pflanzen des schon erwähnten Composthaufens verhielten sich ähnlich; sie waren sämmtlich chlorreich mit Ausnahme von Acer, Aesculus und der Leguminosen, die kaum eine deutliche Reaction ergaben.

Zu ähnlichen Resultaten gelangte ich endlich auch im botanischen Garten zu Buitenzorg durch die Untersuchung einiger Holzgewächse, die, ohne als Halophyten zu wachsen, mit solchen verwandt sind oder zu ausgesprochen halophilen Familien gehören. Sie erwiesen sich sämmtlich als chlorreich (Excoecaria bicolor,

Terminalia Chebula, T. Arjuna, Hibiscus Lampas, Abutilon atropurpureum, Morinda sp., Sapium sp.).

Mit der Neigung, Chloride aufzuspeichern, ist, ähnlich wie beim Salpeter, die Fähigkeit verbunden, eine grössere Menge solcher im Substrat ohne Schaden zu ertragen, als wo solche Neigung nicht vorhanden ist. Wiederholte Begiessung mit 1 % Chlornatriumlösung tödtete z. B. in kurzer Zeit Tradescantia Selloi u. T. zebrina, Rosa centifolia, Pelargonium zonale, Urtica urens, während chlorreiche Pflanzen wie Lepidium sativum, Malcolmia maritima, Cochlearia officinalis, Datura Metel, Chrysanthemum maritimum, Chenopodium album, Kochia scoparia am Leben blieben und zum Theil eine viel bedeutendere Concentration (3 %) ohne andern Schaden als Abnahme ihrer Assimilationsthätigkeit (vgl. 1. Kapitel) ertrugen. Nicht immer jedoch ist die Fähigkeit einer Art, sich auf dem Strande zu behaupten, an die Neigung gebunden, Chloride in grosser Menge aufzuspeichern. Die Leguminosen z. B., die in der Littoralflora durch zahlreiche Arten vertreten sind, scheinen sich in dieser Hinsicht sehr gleichgültig zu verhalten, auf salzreichem Boden, zuweilen, aber nicht immer, viel, auf salzarmem wenig Chlor aufzunehmen. Dafür sprechen sowohl die sehr schwankenden, meist nicht sehr hohen Procente Chlor in der Asche von Leguminosen, die in Wolff's Tabellen zusammengestellt sind, als auch die Ergebnisse der mikrochemischen Untersuchungen an den Leguminosen der Composthaufen und des Meeresstrandes, über welche bereits im Vorhergehenden Näheres mitgetheilt ist.

Wir dürfen daher mit grosser Wahrscheinlichkeit schliessen, dass, wenn aus irgend einem Grunde, ein bisher chlorarmes Stück Land sehr reich an Chloriden werden sollte, ausser gewissen Leguminosen nur solche Pflanzen auf demselben fortbestehen würden, die bereits vorher grosse Chlormengen dem Boden entzogen, also halophil waren. Darauf möchte ich z. B. den Umstand zurückführen, dass bei Düngung von Wiesen mit Kochsalz die Moose

verschwinden, während die Gräser zunehmen; erstere sind halophob, letztere zum grossen Theil halophil.

Es ist im Vorhergehenden nur vom Chlor, nicht vom Natrium gesprochen worden. Dieses geschah deswegen, weil den Erscheinungen der Halophilie und Halophobie offenbar in erster Linie die Neigung oder Abneigung, Chlor aufzunehmen, zu Grunde liegt. Es ist bekannt, dass in den Strandpflanzen weit mehr Chlor enthalten ist, als durch das gleichzeitig vorhandene Natrium gebunden werden kann. Besonders auffallende Verhältnisse fand ich aber bei den erwähnten chlorreichen Strandpflanzen des botanischen Gartens zu Buitenzorg, deren Zellsaft kaum auf Natrium, dagegen ausserordentlich stark auf Kalium reagirte.

Chlornatrium und Chlorkalium verhalten sich jedoch bei Culturen nicht ganz gleich; letzteres wird besser ertragen. Der Umstand, dass das Chlor in den Strandformationen hauptsächlich an Natrium gebunden ist, darf daher nicht als gleichgültig betrachtet werden, wenn auch dem Chlor als solchem die grössere Bedeutung zugeschrieben werden muss.

Kurz zusammengefasst sind die Ergebnisse der im Vorhergehenden zusammengestellten Thatsachen und die theoretischen Schlüsse, zu welchen wir gelangten, folgende:

1) Gewisse Pflanzen besitzen in weit höherem Grade als andere die Neigung, Chloride in ihren Geweben, spec. in ihren Blättern aufzuspeichern.
2) Diese Neigung ist bei den Arten, die in der Natur salzreiche Standorte bewohnen, meist besonders ausgeprägt und verbleibt auch bei Cultur auf gewöhnlichem Boden.
3) Die Pflanzenarten, die unter gewöhnlichen Umständen Chloride reichlich aufspeichern, vertragen meist eine grössere Menge solcher im Substrat, als diejenigen, welchen diese Eigenschaft abgeht.
4) Die Neigung oder die Abneigung, Chloride aufzuspeichern, und hiermit die Fähigkeit oder Unfähigkeit, auf salzreichem

Substrat zu gedeihen, scheint vielfach mit der systematischen Verwandtschaft zusammenzuhängen. Daraus würde sich die Erscheinung erklären, dass gewisse Sippen auf dem Strande und an andern chlorreichen Standorten relativ weit mehr vorherrschend sind, als auf gewöhnlichem Boden, wie z. B. die Plumbagineen, Chenopodiaceen, Frankeniaceen u. a. m., während andere sonst artenreiche Sippen, wie die Amentaceen, Rosaceen, Melastomaceen, mit seltenen Ausnahmen an solchen Standorten fehlen.

5) Nicht in allen Fällen jedoch lässt sich die Immunität gegen grosse Mengen Chloride im Substrat durch die Neigung, solche aufzuspeichern, und die daraus entstandene Gewöhnung erklären (Leguminosen, Calophyllum inophyllum etc.).

IV.

Verbreitungsweise der indo-malayischen Strandgewächse.

1. Grosse Areale vieler Strandgewächse.

Es ist allgemein bekannt, dass unter den Pflanzenarten des Strandes sich viele von ungeheurem Areale befinden. Dieses gilt von den Arten unserer Küsten, die zum Theil in der westlichen Hemisphäre und der südlichen temperirten Zone wiederkommen, vielleicht noch mehr aber von denjenigen der heissen Küstenstriche, von welchen eine beträchtliche Anzahl innerhalb der ganzen Tropenzone verbreitet sind und die Wendekreise zum Theil überschreiten, während viele andere entweder Amerika und Afrika oder letzteren Continent mit Asien, Australien und Polynesien gleichzeitig bewohnen. Unser Verzeichniss der indischen Littoralflora enthält 337 Arten, von welchen ich annehmen zu dürfen glaube, dass sie typische Strandpflanzen sind, und daher nicht mit einem Fragezeichen versehen habe, wenn auch manche derselben gleichzeitig an anderen Standorten sich zeigen. Von diesen Arten sind 32 innerhalb der Wendekreise, zum Theil auch an temperirten Küsten beider Welttheile, 57 von Ost-Afrika bis zum Malayischen Archipel oder auch darüber hinaus bis Polynesien verbreitet. Unser Verzeichniss von 337 Nummern enthält also 89 Arten, oder über ein Viertel, deren Areale sich über weite Meeresstrecken ausdehnen. Ziehen wir die Arten in Be-

tracht, die, ohne in Afrika wild zu wachsen, gleichzeitig in Indien und auf den Keeling-Inseln oder den entlegensten Archipelen Polynesiens vorkommen, so würde die Zahl der Arten, deren Verbreitung über weite Meeresflächen stattfand, ungefähr ein Drittel der Gesammtheit bilden. Es geht aus dieser bedeutenden Durchschnittsgrösse der Areale hervor, dass das Leben auf dem Strande vielfach Mittel der Verbreitung über das Meer hinaus ermöglicht, welche in solchem Grade den meisten Arten des Binnenlands nicht zukommen. Besonders auffallend zeigt sich der häufige Zusammenhang zwischen littoralem Vorkommen und überseeischem Areal bei Arten einer und derselben Gattung, die theils der Küsten-, theils der Binnenlandflora angehören. Ein prägnantes Beispiel bietet die aus ca. 35 Arten bestehende Gattung Cocos, von welchen eine, die littorale Cocos nucifera, in den Tropen ganz allgemein verbreitet ist, während die anderen sehr beschränkte, ausschliesslich südamerikanische Areale besitzen.[1]) Ganz oder nahezu ebenso auffallend verhalten sich z. B. die Gattungen Casuarina, Calophyllum, Thespesia, Colubrina, Excoecaria, Terminalia, Sophora, Caesalpinia, Cordia, Premna, Vitex, Clerodendron, Guettarda, Morinda, Wedelia u. a. m., deren littorale Arten der Mehrzahl nach ein sehr weites, zum Theil kosmopolitisch-tropisches, während die Arten des Binnenlands ein relativ enges Areal besitzen. Es gibt allerdings auch Arten des Strandes von geringer Verbreitung; dieselben sind zwar relativ wenig zahlreich, zeigen uns aber, dass die blosse Thatsache des Lebens auf dem Strande noch nicht eine überseeische Verbreitung ermöglicht.

Nähere Untersuchung zeigt, dass die Beschaffenheit der Früchte und Samen in erster Linie für die Grösse des Areals maassgebend gewesen ist. Je vollkommener dieselbe mit den auf dem Strande gegebenen Verbreitungsmitteln, speciell den Meeresströmungen im Einklang steht, desto grösser ist in der Regel das Areal. Diese Regel

[1]) Vgl. darüber Drude, Palmae p. 81.

kennt nur wenige Ausnahmen, die möglicherweise einer genaueren Erkenntniss der Verbreitungsmittel weichen werden.

Die Arten, deren Areale Wanderungen über weite Meeresflächen voraussetzen, sind folgende:

Cycas circinalis.
Casuarina equisetifolia.
Arthrocnemum indicum.
Salsola kali.
Aerua brachiata.
Alternanthera sessilis.
Achyranthes aspera.
Boerhaavia diffusa.
Pisonia aculeata.
Portulaca oleracea.
Sesuvium portulacastrum.
Cassytha filiformis.
Hernandia peltata.
Pangium edule.
Calophyllum inophyllum.
Triumfetta procumbens.
Sida carpinifolia.
Hibiscus tiliaceus.
Thespesia populnea.
Heritiera littoralis.
Kleinhovia hospita.
Carapa moluccensis.
Suriana maritima.
Dodonaea viscosa.
Cardiospermum Halicacabum.
? Zizyphus Jujuba.
Colubrina asiatica.
Ximenia americana.
Euphorbia Atoto.
Antidesma Ghaesembrilla.
Agyneia bacciformis.
Excoecaria Agallocha.
Terminalia Katappa.
Gyrocarpus Jacquini.
Lumnitzera racemosa.
— coccinea.
Rhizophora mucronata.
Ceriops Candolleana.
Bruguiera gymnorhiza.
Woodfordia fruticosa.
Pemphis acidula.
Sonneratia acida.
Barringtonia speciosa.
— racemosa.
Crotalaria stricta.
Ormocarpum sennoides.
Desmodium polycarpum.
— triflorum.
— umbellata.
Abrus precatorius.
Glycine javanica.
Erythrina indica u. a. A.
Mucuna gigantea.
Canavalia obtusifolia.
— ensifolia.
Vigna lutea.
— luteola.
Derris uliginosa.

Pongamia glabra.
Stylosanthes mucronata.
Inocarpus edulis.
Aeschynomene indica.
Sophora tomentosa.
Cynometra cauliflora.
Caesalpinia Bonduc.
— Bonducella.
Afzelia bijuga.
Entada scandens.
Acacia Farnesiana.
Enicostema littorale.
Cerbera Odollam.
Ochrosia borbonica.
Alstonia scholaris.
Tabernaemontana orientalis.
Argyreia tiliaefolia.
Ipomoea pes caprae u. a. A.
Cressa cretica.
Dichondra repens.
Cordia subcordata.
— Myxa.
Tournefortia argentea.
Lippia nodiflora.
Premna integrifolia.
Vitex trifolia.
Clerodendron inerme.
— neriifolium.
Avicennia officinalis.
Scaevola Koenigii.
— Lobelia.
Oldenlandia corymbosa.
Guettarda speciosa.
Morinda citrifolia.
Wedelia biflora.
Microrhynchus samentosus.
Tacca pinnatifida.
Flagellaria indica.
Cocos nucifera.
Pandanus-Arten.
Cyperus tuberosus u. a. A.
Fimbristylis glomerata u. a. A.
Remirea maritima.
Cenchrus echinatus.
Stenotaphrum subulatum.
Zoysia pungens.
Sporobolus virginicus.
Lepturus incurvatus.
— repens.

Auf eine ganz vollständige Darstellung der Mittel, durch welche die Früchte oder Samen der erwähnten Arten über weite Meeresstrecken befördert werden, muss ich, wegen unzureichenden Materials, verzichten. Ich habe indessen eine grosse Anzahl derselben, zum Theil an ihren natürlichen Standorten, näher untersuchen können und bin so im Stande, Beiträge zu dieser bisher kaum berührten Frage [1]) zu liefern.

[1]) Einige Andeutungen darüber befinden sich bei Guppy und Goebel.

2. Bedeutung der Vögel und des Windes für die Verbreitung der Strandgewächse.

Der Transport von Früchten oder Samen über weite Meeresstrecken kann durch Vögel, Wind oder Strömungen stattfinden.

Die Mitwirkung von Vögeln kann in der Regel nur darin beruhen, dass die betreffenden Samen oder Früchte an ihren Federn oder Füssen befestigt bleiben, da die hier in Betracht kommenden Entfernungen zu gross sind, um einen Transport im Darm möglich zu machen. Nur wenige Früchte der erwähnten Arten sind überhaupt für letztere Verbreitung geeignet, da die meisten Saftfrüchte des Strandes viel zu grosse Samen enthalten. Einige Arten, wie Morinda citrifolia, Scaevola Koenigii, die eventuell von Vögeln aufgefressen werden können, werden, wie nachher gezeigt werden soll, auf andere Weise über das Meer verbreitet, wenn auch für kurze Entfernungen die Mitwirkung von Vögeln nicht ausgeschlossen erscheint. Auch für die saftigen, kleinsamigen Beeren von Premna integrifolia, Cassytha filiformis, von welchen mit grosser Wahrscheinlichkeit anzunehmen ist, dass sie von Vögeln aufgefressen werden, sind andere Agenten der Verbreitung wohl denkbar.

Anders verhält es sich mit dem Transport von Früchten und Samen am Gefieder und an den Füssen von Strandvögeln. Mehrere kleinere Früchte oder Samen, die nur kurze Zeit oder gar nicht schwimmen, sind derart beschaffen, dass ein Transport solcher Art wahrscheinlich erscheint. Namentlich gilt dieses von den Früchten der weit verbreiteten Pisonia aculeata, deren Anthocarp mit Reihen gestielter, ein klebriges Secret secernirender Drüsen versehen ist. Diese Früchte sanken in einem dazu angestellten Versuche mit 3 % Kochsalzlösung nach 1—2 Tagen, obwohl sie vollkommen trocken waren; weniger trocken wären sie noch früher gesunken. Auch die mit Warzen besetzten Samen von Kleinhovia hospita, die in der erwähnten Lösung sofort

sanken, möchte ich hierher rechnen. Die mit dichten Stacheln versehenen Früchte von Triumfetta procumbens (und anderen Tiliaceen des Strandes) scheinen auch wie geschaffen dafür; sie schwimmen nur kurze Zeit (3—7 Tage nach Guppy) und sind nach diesem thatsächlich an den Federn von Strandvögeln („boobies") gefunden worden.

Endlich ist Verbreitung durch Adhäsion an den Füssen von Vögeln mit Wahrscheinlichkeit anzunehmen für eine Anzahl sehr kleiner und nicht oder nur sehr kurze Zeit schwimmfähiger Früchte und Samen, z. B. aus der Familie der Chenopodiaceen, Amarantaceen, Aizoaceen, Portulacaceen, Cyperaceen, Gramineen, ferner Lippia nodiflora. Es sind indessen beinahe nur Vermuthungen, da diesbezügliche Untersuchungen vorläufig nahezu ganz fehlen.

Die Bedeutung des Windes für die Verbreitung der Strandgewächse über das Meer ist noch weit geringer als diejenige der Vögel. Sie beschränkt sich höchstens auf das einzige Strandfarn von überseeischer Verbreitung, Chrysodium aureum, wenn dessen Sporen nicht, was ebenso wahrscheinlich sein dürfte, an den Füssen von Sumpfvögeln verbreitet werden. Die aufgeblasenen Früchte von Dodonaea, die geflügelten von Gyrocarpus Jacquini und Casuarina, sind viel zu gross, um durch den Wind über breite Meeresflächen befördert zu werden. Die Strandcompositen sind meist ohne Pappus; namentlich gilt dieses von der einzigen Art von grosser überseeischer Verbreitung, Wedelia biflora.

Eine viel wichtigere Bedeutung als Wind und Vögeln kommt für die transoceanische Verbreitung der Früchte und Samen der Strandgewächse den Meeresströmungen zu. Diese sind es, welchen die Mehrzahl der mehr oder weniger kosmopolitischen Küstenpflanzen ihre ungeheuren Areale verdanken. Bei solchen Früchten und Samen zeigt sich auch der Zusammenhang zwischen Structur und littoraler

Lebensweise, welchem diese Arbeit gewidmet ist, am deutlichsten; daher erscheint es angemessen, denselben einen ausführlicheren Abschnitt zu widmen.

3. Die Samen und Früchte der Drift.

Geschichtliches.

In seiner Arbeit über die Verbreitung der Pflanzen durch oceanische Strömungen und Vögel hat Hemsley, auf Grund des von Moseley, Guppy und Morris gesammelten Materials und der vorliegenden Litteratur, die wichtigsten der vorhandenen Beiträge zur Kenntniss der diesbezüglichen Erscheinungen gegeben. Da mir der grösste Theil der älteren Litteratur nicht zugänglich ist, so entnehme ich aus der ausführlichen historischen Einleitung zu der Hemsley'schen Arbeit folgende Daten.

Zu den ältesten Angaben über das Vorkommen von Früchten und Samen in der Drift gehören diejenigen von Sloane über „vier Arten merkwürdiger Bohnen, die häufig auf dem Strande der Orkney-Inseln durch das Meer ausgeworfen werden". Er erkannte dieselben als zu Entada scandens, Guilandina Bonduc und Mucuna pruriens gehörig. Tonning, Linné erwähnen das Vorkommen von amerikanischen Früchten und Samen in der Drift des norwegischen Strandes (Cassia fistula, Anacardium occidentale, Cucurbita Lagenaria, Entada scandens, Piscidia Erythrina, Cocos nucifera). Chamisso, Gaudichaud, Moseley, in neuester Zeit, nach dem Erscheinen des Hemsley'schen Werkes, Guppy, haben den Früchten und Samen der Drift an verschiedenen Küstenstrichen des indischen und pacifischen Oceans ihre Aufmerksamkeit gewidmet und das Verzeichniss der in dieser Weise beförderten Samenarten beträchtlich vermehrt.

Die Frage, ob die vom Meere ausgeworfenen Samen noch keimfähig sind, hat für mehrere derselben bereits eine bejahende Antwort erhalten.

Durch meine nachher mitzutheilenden Beobachtungen wird die Zahl solcher Fälle beträchtlich vergrössert. Auch hat man seit langer Zeit versucht, derartige Fragen experimentell zu lösen, indem man Früchte und Samen auf ihre Fähigkeit, auf Meerwasser oder Kochsalzlösung zu schwimmen und nach mehr oder weniger langer Zeit zu keimen, prüfte. Die für unser Thema interessanteste dieser Versuchsreihen ist die von Guppy im Botanischen Institut zu Buitenzorg angestellte, deren Resultate hier tabellarisch mitgetheilt werden mögen:

Name	Schwamm in Seewasser (d. h. Dauer des Experiments)	Ausgesät in Buitenzorg am 11. XI. 88.	Gekeimt bis 20. II. 1889.
Cordia subcordata	40 Tage	7 Früchte	10 Samen
Hernandia peltata	42 „	5 od. 6 Samen	1 „
Guettarda speciosa	50 „	2 Früchte	1 „
Thespesia populnea	40 „	7 od. 8 Samen	1 „
Scaevola Koenigii	50 „	3 Früchte	5 „
Morinda citrifolia	53 „	10 Samen	5 „
Tournefortia argentea	40 „	7	7 „
Hibiscus tiliaceus	40 „	6	0 „
Ipomoea grandiflora	42 „	1	0 „

Die Menge meiner Beschäftigungen, während meines Aufenthalts auf Java, hat mich verhindert, die Experimente Guppy's, spec. in Bezug auf die Dauer der Keimfähigkeit, zu vervollständigen; diese Lücke wurde jedoch durch die direkte Beobachtung von keimenden Driftsamen auf dem Strande, über welche nachher berichtet werden soll, einigermassen ausgefüllt und zwar um so mehr, als bei derartigen Experimenten die natürlichen Bedingungen nicht wirklich nachgeahmt werden können. Ebenso wird an einer anderen Stelle dieses Kapitels über einige Versuche berichtet, die ich mit mitgebrachten Früchten und Samen über die Dauer ihrer Schwimmfähigkeit in Bonn anstellte.

Zunächst möchte ich über das Aussehen der Drift, über den Zustand, in welchem Früchte und Samen sich in derselben befinden, nach eigenen Beobachtungen einiges mittheilen.

Die Drift bei Tjilatjap (Java).

Drift von mehr oder weniger grosser Mächtigkeit habe ich an verschiedenen Punkten Javas und der benachbarten Inseln, so auf dem Korallenarchipel der Duizend Eilanden, in der Javasee, wo dieselbe theilweise von Sumatra herzurühren scheint, gesehen. Besonders reich fand ich den sandigen Strand bei Tjilatjap in Süd-Java und entnehme aus meinen Reisenotizen eine an Ort und Stelle geschriebene Schilderung, die in Zusammenhang mit den auf Taf. VII dargestellten Bildern, vielleicht eine gewisse Vorstellung von den für die Verbreitung der Küstenpflanzen so wichtigen Driftbildungen geben dürfte.

Der breite sandige Strand ist völlig vegetationslos und beinahe nackt; ausser einigen vor kurzem von der Brandung ausgeworfenen Früchten, Muscheln, von der Krakatauaeruption herrührenden Bimsteinfragmenten, ist derselbe nur von den Fruchtständen des Spinifex squarrosus bestreut, die theils vor dem Winde ihre tanzend rollende Bewegung ausführen, theils kurz geschoren im Sande halb vergraben liegen.

Hinter dem Strande erheben sich, unter scharfem Winkel hinaufsteigend, niedere Dünen, die ganz von bläulichem Spinifex bewachsen sind. Am Fusse dieser Dünen liegen, durch den Wind oder hohe Seen dahin geschoben, die Driftauswürfe, in Form langer, scharf begrenzter Streifen, sonst im Aussehen Misthaufen vergleichbar, auf welchen allerhand Pflanzen gekeimt wären. Diese Auswürfe bestehen hauptsächlich aus bräunlichen theils krautigen, theils holzigen Fragmenten verschiedener, mit Ausnahme des Spinifex, schwer zu identificirender Gewächse, aus Bimsteingeröllen, Korallen, Muscheln, endlich aus den Früchten und Samen der verschiedensten Pflanzenarten, die da, wo die

Drifthaufen grössere Dicke besitzen, zum Theil in Keimung begriffen sind und dieselben mit einem frischgrünen Rasen überziehen. Diese Früchte und Samen rühren zum grossen Theil von Pflanzen her, die man in der näheren Umgebung vergeblich suchen würde; einige dürften allerdings von der benachbarten Insel Noesa Kambangan herrühren; woher die anderen, vermag ich nicht anzugeben.

Manche der Früchte sehen beinahe so frisch aus, als wären sie eben vom Baume gefallen, so diejenigen von Barringtonia speciosa. Andere dagegen tragen die Spuren einer langen Reise, sind manchmal beinahe bis zur Unkenntlichkeit abgerieben; ihre Schalen sind von Serpicula überzogen, oder siebartig durchbohrt, oder von einer Colonie von Cirrhipedien bewohnt; manchmal sind sie von Thieren ausgehöhlt worden (Carapa, Cocos).

Unter allen diesen Früchten herrschen diejenigen von Heritiera littoralis vor, die wegen ihrer Grösse auch gleich in die Augen fallen (Taf. VII Fig. 2). Massenhaft sind ferner die grossen Früchte von Cerbera Odollam (Taf. VII Fig. 22), ihrer grünen Schale ganz, ihres Parenchyms theilweise beraubt und die überaus zähe Faserhülle, welche das schwer durchdringliche korkähnliche Endocarp umgibt, entblösst zeigend. Ferner fallen in die Augen Cocosnüsse, nur noch mit Resten ihrer Faserhülle bedeckt, seitlich meist mit einem rundlichen Loche versehen, durch welches ein mir unbekanntes Thier sich den Genuss des stets ganz verschwundenen Samen verschaffte. Häufig sind auch die gerippten Früchte von Nipa fruticans (Fig. 6), die runzeligen oder auf den dreispaltigen Stein reducirten eines Canarium (Fig. 7), die grossen mitraförmigen der Barringtonia speciosa (Fig. 3) nebst den länglichen der B. excelsa (B. Vrieseana Teism. et Binnend.) (Fig. 5) und den viel kleineren einer nicht näher bestimmten dritten Art (Fig. 4); die bootförmigen Steine von Terminalia Katappa (Fig. 11), häufig stark abgerieben und, in der dicken Schale, von allerhand thierischen Organismen, namentlich Cirr-

hipedien bewohnt; die gleichsam aus Flaschenkork herausgeschnittenen unregelmässig eckigen Samen von Carapa obovata, deren Schale ebenfalls perforirt oder gleichsam angefressen zu sein pflegt (Fig. 1), die grossen dreieckigen Samen von Pangium edule (Fig. 24), die kugeligen Steine von Calophyllum inophyllum (Fig. 9), die Früchte verschiedener Pandani (Fig. 12), die Hülsen von Pongamia glabra (Fig. 16), diejenigen von Cynometra cauliflora (Fig. 8), die grauen, unregelmässig rundlichen Samen von Caesalpinia Bonducella (Fig. 21), die flachen, dunkeln einer Dioclea (Fig. 15), die länglichen von Erythrina-Arten (Fig. 13 u. 14), Keimlinge einer Bruguiera (B. eriopetala?). Bei genauerer Untersuchung findet man noch eine Anzahl kleiner Früchte und Samen, so namentlich die Steine von Lumnitzera racemosa oder coccinea (Fig. 20), von Scyphiphora (Fig. 19), die Samen von Ipomoea pes caprae.

In der Mehrzahl der Fälle sind, auch in abgeriebenen Früchten, die Samen anscheinend gesund, und viele sind in Keimung begriffen; dabei zeigt sich ein auffallender Unterschied zwischen den einzelnen Arten, der wohl in erster Linie auf die Dauer der Keimfähigkeit zurückzuführen ist. Junge Cocospalmen, Eichen, Canarien findet man gar nicht, Keimlinge von Heritiera, im Verhältniss zu der enormen Menge der angeschwemmten Früchte, wenig. Etwas häufiger sind die Keimpflanzen von Barringtonia speciosa und B. sp., viel zahlreicher diejenigen von Calophyllum inophyllum, Cerbera Odollam, Carapa, am gewöhnlichsten aber diejenigen von Ipomoea pes caprae und verschiedener Leguminosen. Aber auch Keimpflanzen von Arten, deren nicht keimende Samen ich überhaupt nicht fand, zeigten sich in grosser Anzahl, namentlich Ricinus communis und verschiedene andere Euphorbiaceen.

Es frägt sich, welche Eigenschaften diese Früchte und Samen in den Stand setzen, so lange auf dem Meere zu schwimmen, den Angriffen der Seethiere, der Reibung auf dem Strande zu widerstehen und schliesslich einen geeigneten Standort, wenn auch oft auf fernem Gestade, zu ihrer Weiterentwickelung zu finden.

Ursache der Schwimmfähigkeit der Driftsamen.

Die Eigenschaften, auf welchen solche ungewöhnliche Schwimm- und Widerstandsfähigkeit beruht, sind sehr verschiedenartig. Das geringe specifische Gewicht wird allerdings in der Regel durch Aufspeicherung hinreichend grosser Luftmengen und Schutz derselben gegen das Wasser bedingt, die Art und Weise, wie dieses geschieht, zeigt aber viele Unterschiede, die mich zur Aufstellung mehrerer Categorieen veranlasst haben. Die erste derselben ist sehr bunt und hätte eine weitere Zergliederung wohl erfahren können; dagegen bieten die drei anderen gute biologische Typen. Ich will mich zunächst mit der Schilderung der nackten Thatsachen, d. h. der Structurverhältnisse, die die Schwimmfähigkeit bedingen, begnügen; nachher werde ich an einigen ausgewählten Beispielen die Frage discutiren, in wiefern die erwähnten Eigenschaften als Anpassung aufzufassen sind.

1. Driftfrüchte und Driftsamen mit grossen luftführenden Hohlräumen.

Die einfachsten Fälle dieser Categorie bieten solche Früchte, die von den Samen, und solche Samen, die von den Samenkernen so unvollständig ausgefüllt sind, dass das specifische Gewicht des Ganzen geringer ist als dasjenige des Wassers, obwohl die Schale für sich und, meistens, auch der Same bezw. Samenkern für sich im Wasser sinken. Hierher gehören die Früchte von Heritiera littoralis, Thespesia populnea (mit ebenfalls und aus gleichem Grunde schwimmfähigen Samen), Pongamia glabra, Derris uliginosa und wohl noch anderen Dalbergieen, die Samen der Mucuna-Arten, Caesalpinia Bonducella, Vigna lutea, Hibiscus tiliaceus, Dodonaea viscosa, Euphorbia Atoto, Suriana maritima, Ipomoea pes caprae, Pangium edule (?), Colubrina asiatica (?), die Steine von Morinda citrifolia. Wahrscheinlich würde diese Liste, wenn ich sämmtliche Arten hätte untersuchen können, weit beträchtlicher sein.

Nur wenige der erwähnten Arten bieten im Uebrigen Interessantes. Wichtig erscheinen besonders die Samen von Caesalpinia Bonducella (Taf. VII Fig. 21) und Mucuna, weil sie nachweisbar, wie in dem historischen Abschnitt gezeigt, auf ungeheure Entfernung durch Meeresströmungen transportirt werden. Es sind ausserordentlich hartschalige Samen, deren grosse Festigkeit hauptsächlich durch eine mächtige Prismenschicht bedingt ist; diejenigen von Caesalpinia sind unregelmässig rundlich, grau, mit feinen Querlinien; die zum Theil sehr grossen Samen der Mucuna-Arten sind dick linsenförmig mit schwarzer Raphe. Alle diese Samen geben beim Schütteln ein klapperndes Geräusch, bedingt durch den harten Embryo, der die Samenschale nur sehr unvollständig ausfüllt. Derselbe, wie Bruchstücke der Samenschale, sinken in Wasser sofort; die Schwimmfähigkeit ist nur durch den grossen leeren Raum bedingt.

Biologisch ganz ähnlich, wie die erwähnten Samen verhalten sich die nicht aufspringenden Hülsen von Pongamia und Derris, von welchen die ersteren von mir reichlich in der Drift bei Tjilatjap, von Guppy in derjenigen der Salomon-Inseln gefunden wurden; hier beruht aber die Schwimmfähigkeit darauf, dass der für sich allein nicht schwimmfähige Same die im geöffneten Zustande nur kurze Zeit schwimmfähige Schale nur unvollkommen ausfüllt. Die Fruchtschale ist bei beiden sehr zähe, namentlich bei Derris.

Ein ganz vergleichbares Verhalten, wie die Früchte von Pongamia, zeigen diejenigen von Heritiera littoralis (Taf. VII Fig. 2), deren Schale jedoch steinhart ist. Auch diese Früchte sind mehrmals in der Drift gesammelt worden, so von mir bei Tjilatjap, von Moseley in Neu-Guinea und auf den Arru-Inseln, von Guppy auf den Salomon- und Cocos-Inseln. Letzteres Vorkommen zeigt, dass die Früchte ihre Schwimmfähigkeit sehr lange behalten.

Die Samen von Vigna lutea sind insofern interessant, als bei ihnen die Cotyledonen und das hypocotyle Glied der Samenschale dicht anliegen und einen grossen centralen Hohlraum umfassen.

Unter allen erwähnten Arten beansprucht jedoch Morinda citrifolia das grösste Interesse (Taf. VII Fig. 26 b u. c). Dieselbe besitzt eine saftige, einer Maulbeere vergleichbare weisse Sammelfrucht, die von den Eingeborenen genossen wird. Diese Frucht ist in toto schwimmfähig; die saftigen Gewebe gehen aber in kurzer Zeit zu Grunde. Für irgendwie grössere Entfernungen kommen nur die Steine in Betracht. Dieselben besitzen dunkelbraune Färbung, keulenförmige Gestalt und sind an ihrem breiten Ende mit einer relativ grossen, rundlichen Warze versehen. Beim Aufbrechen des Steines erweist sich diese letztere als von Luft erfüllt, während der einzige, kleine Same ein zweites schmales Fach vollständig ausfüllt. Es ist hier demnach ein besonderes Organ, eine Schwimmblase, vorhanden. Same und Schwimmblase sind gegen Angriffe von Thieren, Reibung auf dem Strande u. s. w. durch die sehr harte Schale, die aus faserförmigen, in den einzelnen Schichten ungleich gelagerten Steinzellen besteht, geschützt.

Die grosse Schwimmfähigkeit der Früchte bezw. Samen der zu dieser Gruppe gehörigen Strandgewächse geht nicht bloss aus ihrem Vorkommen in der Drift, manchmal, wie auf den europäischen Küsten und auf den Keeling-Inseln, in grosser Entfernung von ihrem Ursprungsort hervor, sondern wurde auch für einzelne derselben direkt festgestellt. So schwammen, als der Versuch Guppy's unterbrochen wurde, die Samen von Thespesia und Hibiscus tiliaceus seit 40 Tagen, diejenigen von Ipomoea grandiflora seit 42 Tagen, diejenigen von Morinda citrifolia seit 53 Tagen. Auf $3^1/_2$ % Kochsalzlösung schwammen in Bonn Samen von Suriana maritima noch nach 143 Tagen, von Hibiscus tiliaceus 121 Tage, von Dodonaea viscosa von 10—60 Tage, von Euphorbia Atoto nur 4—5 Tage.

2. Driftsamen mit schwammigem Samenkern.

Hierher gehören die Samen verschiedener Leguminosen (Erythrina-, Canavalia-Arten, Sophora tomentosa). Die Keimlinge

der viviparen Rhizophoreen, der Avicennien können als abnorme Fälle diesem Typus angeschlossen werden.

Die erwähnten Leguminosensamen sind, ähnlich wie in der ersten Categorie, durch eine harte Schale gegen die Reibung auf dem Strand vor ihrem Eintritt in das hohe Meer und beim Austritt aus demselben geschützt. Die Keimlinge der Rhizophoreen und Avicennien erscheinen dagegen wenig geschützt. Schutzmittel gegen Reibung sind in der That bei der Natur des Substrats in der Mangrove unnöthig.

Die grosse Schwimmfähigkeit der hierher gehörigen Leguminosensamen geht aus ihrem allgemeinen Vorkommen in den Driftbildungen hervor. Samen einer Canavalia von Java schwammen in $3^1/_2$ Kochsalzlösung noch nach 70 Tagen ohne zu sinken. Ueber die Dauer der Schwimmfähigkeit der Mangrovekeimlinge ist leider genaues nicht bekannt. Besonderes Interesse bietet in dieser Hinsicht das Auffinden von Rhizophorakeimlingen durch Guppy in der Drift der Keeling-Inseln.

3. Driftfrüchte und Driftsamen, deren Schwimmfähigkeit durch luftführendes Schalengewebe bedingt ist.

A. Schwimmgewebe peripherisch.

Viele Früchte und Samen verdanken ihr niederes specifisches Gewicht dem Umstande, dass der äussere Theil ihres Pericarps bezw. ihrer Testa von einer mächtigen Lage luftreichen Gewebes gebildet ist, welches für Wasser nur sehr schwer durchlässig ist.

Die hierher gehörigen Früchte und Samen werden in systematischen Werken vielfach als mit einer aus Kork bestehenden Schale versehen beschrieben, so bei Bentham und Hooker, in den englischen Colonialfloren u. s. w. Die Aehnlichkeit mit Flaschenkork ist indessen meist nur eine ganz äusserliche, auf Farbe und Consistenz beschränkt. Die Schwimmgewebe

ergaben sich, mit Ausnahme derjenigen der Frucht von Clerodendron inerme, als suberinfrei; sie sind dagegen häufig mehr oder weniger verholzt, aber auch da, wo sie keine Ligninreaction gaben, zeigten sie sich, mit Ausnahme von Laguncularia, gegen Schwefelsäure weit resistenter als reine Cellulose. Es sind jedenfalls die Zellwände mit verschiedenen Stoffen imprägnirt, die ihre Resistenz gegen Reagentien und das schwere Eindringen von Wasser bedingen. Ebensowenig, wie in chemischer, stimmt in physikalischer Hinsicht das Schwimmgewebe mit Kork, speciell mit Flaschenkork überein. Es ist meist wenig elastisch, bröckelt leicht ab, und würde daher, namentlich bei grossen Früchten, leicht abgerieben werden, wenn es nicht in entsprechender Weise geschützt wäre. Den Schutz bewirken in der Regel zähe, dicke Faserstränge, d. h. meist mit mächtigen Faserscheiden versehene Gefässbündel, die in grosser Zahl das Schwimmgewebe durchziehen. Wie nothwendig solcher Schutz ist, geht aus unseren Figuren (Taf. VII Fig, 22, 20, 11) hervor, welche gestrandete Früchte von Cerbera Odollam, Lumnitzera sp. und Terminalia Katappa darstellen, bei welchen die äusseren Partien des Schwimmgewebes abgerieben sind, während die inneren offenbar nur dem Schutze der Faserstränge ihr Bestehenbleiben verdanken.

Da wo das Schwimmgewebe grössere Festigkeit besitzt, ist das Fasergerüst weniger entwickelt oder fehlt ganz, so bei den Samen der Carapa-Arten, der Frucht von Clerodendron inerme, Cordia subcordata. Auch sehr kleine Früchte oder Samen, die in Folge ihres geringen Gewichtes einer nur schwachen Reibung ausgesetzt sind, zeigen manchmal solche Schutzmittel nicht (Wollastonia glabra, Tournefortia argentea, Pemphis acidula). Die Samen von Carapa, die ich in der Drift sammelte, zeigten wohl Spuren der Angriffe von Thieren, aber keine oder doch nur eine geringe Abreibung.

Die Structur des Schwimmgewebes ist nicht immer die gleiche. Namentlich kann man unterscheiden zwischen Schwimmgewebe

mit Intercellularräumen und solchem, wo diese fehlen oder doch nur winzige Grösse besitzen.

a. Schwimmgewebe mit grossen Intercellularräumen.

Hierher gehören nach meinen Beobachtungen nur die Früchte von Cerbera Odollam, der zur amerikanischen und westafrikanischen Mangrove gehörigen Laguncularia racemosa und von Nipa fruticans.

Am einfachsten sind die Früchte von Laguncularia gebaut, die, obwohl nicht in den Rahmen dieser Arbeit gehörend, kurze Berücksichtigung finden mögen. Die Frucht stellt eine Schliessfrucht dar. Sie ist längs gerippt, gelblichgrün, ihre Schale lederartig; der einzige, eiweisslose Same ist mit sehr dünnem Integument versehen; der Embryo ist chlorophyllreich. Die Fruchtschale besteht hauptsächlich aus Parenchym mit sehr grossen luftführenden Intercellularen. Sie ist aber weich und würde der Reibung, welcher die Samen und Früchte der Drift auf dem Strande, wie unsere Tafel zeigt, ausgesetzt sind, kaum widerstehen. Sie verhält sich in dieser Hinsicht wie die Keimlinge der Rhizophoreen und Avicennia, deren Lebensweise die Laguncularia theilt. Uebrigens gilt letzteres auch von Nipa fruticans, deren Schale dennoch einen sehr festen Bau besitzt.

Cerbera Odollam (Taf. VII, Fig. 22). Eiförmige, bis faustgrosse Steinfrucht von grünlich gelber, angeblich auch von purpurner Farbe. Innerhalb des mächtigen Mesocarps liegt ein zweifächeriger Stein mit sehr harter, aber nicht besonders dicker Schale. Von der letzteren ragen radial in das Mesocarp hinein zahlreiche drahtartige Faserstränge, die dicht unter dem hautartigen und bald abfallenden Exocarp mit einem, das ganze Mesocarp umhüllenden Netze ebensolcher Stränge zusammenhängen. Das die Interstitien des Fasergerüstes ausfüllende Gewebe ist ein mit grossen luftführenden Intercellularen versehenes, gegen Schwefelsäure ziemlich resistentes schwammiges Parenchym, dessen Zellen zum grössten Theile Luft, zum Theil aber eine bräunliche Substanz führen.

Die Früchte von Cerbera Odollam, von ihrer dünnen grünen Schale befreit, sind gewöhnliche Erscheinungen in den Driftbildungen; sie wurden von Moseley in Neu-Guinea und auf den Arru-Inseln, von Guppy auf den Keeling-Inseln, von mir in Süd-Java und auf den Duizend Eilanden gesammelt.

Die Frucht von Nipa fruticans (Taf. VII, Fig. 6) zeigt innerhalb eines dünnen, harten Exocarps ein zartwandiges, lückiges, im trockenen Zustande aus lufthaltigen Zellen bestehendes Gewebe, das von zahlreichen, drahtartigen Fasersträngen durchzogen ist. Eine harte Steinschale umhüllt den einzigen Samen, dessen Endosperm in der Mitte hohl ist.

b. Schwimmgewebe ohne oder nur mit winzigen Intercellularräumen.

Hierher gehören, nach meinen Untersuchungen, die Früchte von Cocos nucifera, Barringtonia speciosa und excelsa, Terminalia Katappa, Conocarpus erecta, Lumnitzera, Scyphiphora hydrophyllacea, Guettarda speciosa, Tournefortia argentea, Wollastonia glabra, Scaevola Koenigii, Clerodendron inerme, Cynometra cauliflora, Lumnitzera racemosa und coccinea, Cordia subcordata, die Samen von Carapa moluccensis, C. obovata, Sonneratia, Pemphis acidula.

Das Schwimmgewebe besitzt beinahe bei allen den erwähnten Früchten und Samen eine grosse Aehnlichkeit in der Structur. Seine Zellen sind dünnwandig, oder doch nur sehr mässig verdickt, schliessen dicht oder mit winzigen Intercellularen; die Zellwand ist stets deutlich, meist sehr dicht getüpfelt, immer resistenter gegen Schwefelsäure als reine Cellulose, verdankt in vielen Fällen diese Resistenz wohl der Anwesenheit von Lignin, bei Clerodendron derjenigen von Suberin, in einigen Fällen nicht bestimmbaren Stoffen. Stets ist das Gewebe für Wasser schwer, für Luft sehr leicht durchdringlich; Bruchstücke des Schwimmgewebes von Barringtonia speciosa und Cynometra cauliflora schwammen noch nach 22 Wochen auf 3 % Kochsalzlösung ohne zu

sinken, und überhaupt ist die lange Schwimmfähigkeit aller der hierher gehörigen Früchte und Samen allein auf die Zähigkeit zurückzuführen, mit welcher die Luft durch das Schwimmgewebe zurückgehalten wird.

Ein abweichendes Verhalten in Bezug auf ihr Schwimmgewebe zeigt Barringtonia excelsa.

Terminalia Katappa (Taf. VII, Fig. 11). Die einer grossen Mandelfrucht nicht unähnliche Drupa ist im frischen Zustande von einem saftigen, 4—5 mm dicken Exocarp umhüllt, welches bei den vom Meere ausgeworfenen Früchten stets gänzlich fehlt. Uebrig bleibt nur der grosse Stein (11 a), dessen mächtige Schale eine complicirte Structur zeigt. Umgeben ist derselbe von einer äusserst zähen Haut aus quergestellten faserförmigen Steinzellen, die manchmal in der Drift noch erhalten ist. Darauf folgt eine dicke Lage typischen, korkähnlichen Schwimmgewebes (b, c, d), in welchem grosse, schon mit dem blossen Auge erkennbare Zellen mit gelbem, harzähnlichem Inhalt eingebettet liegen; diese Zellen sind im äusseren Theil des Gewebes vereinzelt, in grösserer Tiefe zahlreich. Faserstränge und Streifen lebender Zellen sind dem Schwimmgewebe eingebettet. Die innerste Lage ist knochenhart und nicht glatt contourirt, sondern ragt mit unregelmässigen, strahlenartigen Rippen in das Schwimmgewebe hinein. Ein spindelförmiger, centraler Hohlraum enthält den einzigen, mandelartig schmeckenden Samen. — Die Steine von Terminalia sind in der Drift überall vorhanden.

Conocarpus erectus. Diese monotypische Gattung Amerikas und Westafrikas wird von Baillon mit Terminalia vereinigt. Die Frucht stimmt vollkommen mit den später zu beschreibenden Früchten dieser Gattung überein. Unterhalb des sehr dünnen und kaum saftigen Exocarps liegt auch hier zunächst eine dünne zähe Haut aus langgestreckten Steinzellen und dann eine mächtige Lage von Schwimmgewebe, dessen Structur mit derjenigen des entsprechenden Gewebes bei T. Katappa vollkommen über-

einstimmt. Alle von mir untersuchten Früchte waren taub, — eine nach Bentham und Hooker bei dieser Pflanze häufige Erscheinung —, und besassen nicht bloss keinen Samen, sondern auch nicht die innerste harte Zone des Endocarps.

Lumnitzera racemosa. Einsamige kleine Steinfrucht. Das Exocarp ist dünn und wenig saftig. Das Endocarp zeigt eine ähnliche Differenzirung, wie Terminalia und Conocarpus. Der peripherische Theil besteht aus verholztem typischem Schwimmgewebe, das von zähen Fasersträngen durchzogen ist, während der innere Theil aus sehr dickwandigen und harten Steinzellen gebildet ist.

Von Lumnitzera coccinea besitze ich nur nicht ganz reife Früchte; nach dem vorliegenden Material kann es aber keinem Zweifel unterliegen, dass sie im reifen Zustande denjenigen von L. racemosa ganz ähnlich sind und dass eine Unterscheidung beider, in dem Zustand, wie sie in der Drift vorkommen, ausgeschlossen ist. Dieser Zustand ist durch unsere Fig. 20, Taf. VII dargestellt; das Mesocarp und der äussere Theil des Schwimmgewebes sind abgerieben; der innere Theil desselben ist, dank dem Schutze der Faserstränge, erhalten geblieben.

Früchte von Lumnitzera, von welchen ich dahingestellt lassen muss, welcher von beiden Arten sie angehören, wenn auch L. racemosa wahrscheinlicher erscheint, habe ich zahlreich in der Drift der Duizend Eilanden und von Tjilatjap gesammelt. Solche, angeblich von L. coccinea, wurden von Moseley in der Drift auf Neu-Guinea, von Guppy auf den Salomon- und den Keeling-(Cocos-) Inseln gesammelt. Letzteres Vorkommen namentlich zeigt, dass dieselben sehr lange schwimmend bleiben.

Scyphiphora hydrophyllacea (Fig. 19). Kleine zweisteinige Drupae, die in ihrem inneren Bau grosse Aehnlichkeit mit denjenigen der Lumnitzera-Arten zeigen. Das Exocarp ist sehr dünn und wenig saftig. Das Endocarp besteht an der Peripherie aus einer dicken Lage verholzten Schwimmgewebes, nach

innen aus harten Steinzellen. Jeder Stein enthält zwei kleine Samen, die durch eine falsche Scheidewand von einander getrennt sind.

Ich bin der einzige, der Früchte dieses verbreiteten Mangrovestrauches in der Drift gesammelt hat, und zwar bei Tjilatjap, wo sie recht häufig sind. Sie sind so klein, dass sie der Beobachtung leicht entgehen können.

Wollastonia glabra. Auch die kleinen, pappuslosen Achänen oder besser Steinfrüchte dieser auf Java und den benachbarten kleinen Inseln häufigen Composite schliessen sich in ihrer Structur eng an diejenigen von Lumnitzera und Scyphiphora. Das Pericarp besteht unterhalb der grosszelligen Epidermis aus einer mehrschichtigen, typischen Schwimmgewebelage, auf welche, von letzterer durch pigmentführendes Gewebe getrennt, eine harte Steinschale folgt. Schwimmfähigkeit und Schutz der Samen sind demnach auch bei diesen kleinen Früchten vereinigt. Sie wurden, wohl wegen ihrer geringen Grösse, in der Drift bis jetzt nicht gesammelt. In 3 % Kochsalzlösung schwammen sie noch nach 20 Wochen.

Scaevola Koenigii (Taf. VII, Fig. 25). Die Frucht ist eine weisse, längsgerippte, zweifächerige Drupa. Das Exocarp ist fleischig, sehr saftig und zart. Der Stein ist relativ sehr gross und besteht nach aussen aus einer dicken Lage typischen, ziemlich dünnwandigen, aber stark verholzten und relativ zähen Schwimmgewebes, in welchem einige Gefässbündel verlaufen, nach Innen aus dunkelbraunem, hartem Steinzellgewebe, in welchem die beiden Fächer sich befinden.

Die Steine von Scaevola Koenigii sind von Guppy in der Drift der Keeling- (Cocos-) Inseln gesammelt worden.

Barringtonia speciosa (Fig. 3). Die grosse, vierkantige Frucht kann als eine saftlose Beere bezeichnet werden. Ihre Peripherie ist von einem zähen, vollkommen trockenen, hautartigen Exocarp eingenommen, bestehend aus der Epidermis und

einer Lage stark verholzter und verdickter Zellen. Das Mesocarp ist mächtig entwickelt, hellbraun, weich und spröde, aber von zahlreichen Fasersträngen durchzogen; seine Zellen sind sehr dünnwandig; die Wand ist lignin- und suberinfrei, mit Gerbsäure imprägnirt. Der einzige Same ist von einer Fülle zäher Faserstränge umgeben.

Die Früchte von Barringtonia speciosa sind in den indischen und polynesischen Driftbildungen sehr verbreitet.

Barringtonia excelsa. (B. Vrieseana Teism. et Binnend.) Diese Art ist im Gegensatz zu der weit verbreiteten B. speciosa nur auf Java heimisch. Ihre Frucht ist, nach vorherigem Austrocknen wenigstens, ein guter Schwimmer, ist aber, ausser von mir bei Tjilatjap, nie in der Drift gefunden worden. Das dicke und sehr zähe Pericarp besteht nach aussen aus einem dichten, luftführenden, die Structur gewöhnlichen Schwimmgewebes nicht zeigenden Parenchym, in welchem sehr zahlreiche und zähe Faserstränge verlaufen. Der innere Theil ist sehr dicht und fest und kann als Steinschale bezeichnet werden. Schwamm ca. 100 Tage.

Erwähnenswerth ist, dass keine der zahlreichen Früchte dieser Art, die ich in der Drift von Tjilatjap beobachtete, in Keimung begriffen waren, während diejenigen von B. speciosa und einer anderen, nicht bestimmten Art sehr zahlreich waren.

Clerodendron inerme. Drupaartige, im reifen Zustande ganz saftlose Spaltfrucht. Das Exocarp besteht aus einer dicken und festen Lage von Schwimmgewebe, dessen Zellen, im Gegensatz zu den übrigen hierher gehörigen Arten, verkorkte, wenig getüpfelte Wände besitzen. Die vier Steine sind dünnwandig, aber sehr hart und enthalten je einen einzigen Samen.

Früchte dieser Art sind, soweit mir bekannt, in der Drift noch nicht gesammelt worden; sie würden, bei ihrer geringen Grösse, der Beobachtung leicht entgehen.

Cordia subcordata. Drupa vom faserigen Kelche umhüllt. Exocarp als Schwimmapparat dienend, mächtig entwickelt, völlig saftlos, von korkähnlichem Aussehen, ebenso fest wie bei voriger

Art und, wie bei dieser, nicht faserig. Es besteht aus ziemlich dünnwandigen, dicht- und grossgetüpfelten, stark verholzten Zellen mit nur gasförmigem Inhalt; Intercellularen fehlen oder sind sehr klein. Stein sehr hart, mit vorspringenden Rippen.

Dass die Früchte ausgezeichnete Schwimmer sind, geht aus dem Versuche Guppy's hervor, bei dessen Unterbrechung, nach 40 Tagen, die Früchte noch schwammen. Sie wurden von demselben Forscher in der Drift der Salomon-Inseln gesammelt.

Tournefortia argentea. Kleine Drupae. „Pyrenae per paria cohaerentes exocarpio suberoso incidentes." (Bentham und Hooker.) Das Exocarp bildet an der Basis der Frucht ein dickes Polster, unterhalb der vier, paarweise verwachsenen Steine, die nur noch von einer dünnen Gewebelage überzogen sind; es stellt den Schwimmapparat dar und besteht aus typischem, verholztem, stark getüpfeltem Schwimmgewebe. Früchte von Tournefortia argentea wurden von Guppy auf den Keeling- (Cocos-)Inseln in der Drift gesammelt.

Cocos nucifera. Das mächtige, luftreiche Mesocarp verleiht der Cocosnuss ein sehr geringes specifisches Gewicht und ermöglicht dadurch eine rasche Fortbewegung auf den Strömungen; aber auch der nackte Steinkern sinkt, wenn ich mich recht erinnere, in Seewasser nicht, offenbar wegen des Hohlraums in der Mitte. Das Schwimmgewebe besteht aus verholzten, getüpfelten, meist quergestreckten luftführenden Zellen und ist von zahlreichen, zähen Fasersträngen durchzogen.

Cocosnüsse gehören in der ganzen tropischen Zone zu den gewöhnlichsten Früchten der Drift und gelangen häufig auch in höhere Breiten.

B. Das Schwimmgewebe befindet sich innerhalb einer harten Stein- oder Samenschale.

Hierher gehören die Früchte oder besser die Steine von Calophyllum inophyllum, Ximenia americana, die Samen von Cycas circinalis, Excoecaria Agallocha.

Die harte Steinschale bezw. Samenschale schützt das Schwimmgewebe in ähnlicher, aber noch wirksamerer Weise als das Fasergerüst, das wir bei peripherischer Lage des Schwimmgewebes meist fanden. Letzteres entbehrt bei den Steinen und Samen, wo es nach aussen von einer harten Schale umhüllt ist, der Fasern gänzlich, ist sehr weich, leicht zerreiblich, dunkelbraun gefärbt; seine Zellen sind lufthaltig, schliessen dicht oder mit kleinen Intercellularen. Die Zellwände sind weder verholzt noch verkorkt, in Schwefelsäure quellbar.

Cycas circinalis (Taf. VII Fig. 10). Die Samen haben die Grösse eines Hühnereies, sind steinfruchtartig, indem ihre Testa nach aussen saftig und weich, nach innen hart und stark verholzt ist. Die fleischige Hülle fehlte den trockenen Samen, die ich auf dem Strande der Insel Noesa Kambangan unter den Cycasbäumen sammelte, stets gänzlich; sie war wohl von Thieren abgenagt worden. Innerhalb der sehr harten scheinbaren Steinschale befindet sich als dritte Schicht der Testa ein weiches, braunes Gewebe, welches im Basaltheil des Samenraums ein dickes Polster bildet, nach oben zu sich aber verdünnt. In diesem braunen Gewebe liegt der Nucellus eingebettet. Derselbe ist, ebenso wie die harte Schale, schwerer als Wasser, während die innere weiche Schicht der Testa im trockenen Samen so leicht ist, dass sie das specifische Gewicht des Ganzen unter dasjenige des Wassers herunterbringt. Der in unserer Fig. zwischen Samenkern und Testa befindliche Hohlraum entstand erst nach Oeffnen der Samen.

Dass die Samen von Cycas längere Zeit zu schwimmen vermögen, geht aus ihrem Vorkommen in der Drift der Keeling-(Cocos-) Inseln hervor.

Calophyllum inophyllum (Fig. 9). Die Frucht ist eine Drupa, deren dünnes, gelblich grünes Exocarp alsbald entfernt wird, so dass man auf dem Strande, unter den Bäumen, in der Regel nur die nackten Steine findet. Diese sind kugelrund,

an der Basis mit einer kurzen Spitze versehen, von einer harten, wenn auch nicht dicken Schale umgeben. Die Samenschale zeigt eine auffallende Aehnlichkeit mit der inneren, weichen Schicht derjenigen von Cycas. Sie ist braun, sehr leicht und weich, oberhalb des Scheitels des birnförmigen Keimes — Endosperm ist nicht vorhanden — polsterartig entwickelt, nach den Seiten allmählich dünner. Die Dicke des Polsters beträgt meist 4—5 mm, manchmal aber bedeutend mehr. Im Gegensatz zu Cycas ist hier der Nucellus specifisch etwas leichter als Wasser, obwohl seine Zellen dicht schliessen. Die Steine sind in der Drift sehr häufig. Sie schwammen auf 3 % Salzlösung noch nach 122 Tagen.

Ximenia americana. Längliche, einer Olive ähnliche Steinfrucht, die sich in ihrer Structur eng an diejenige von Calophyllum inophyllum anschliesst. Hier auch wird das fleischige Exocarp bald entfernt. Die Steinschale ist dünn, aber sehr zähe. Die sehr weiche, im trockenen Stein wenigstens aus luftführenden Zellen bestehende Samenschale dient als Schwimmapparat und ist in ihrer Dicke ähnlich grossen Schwankungen unterworfen, wie diejenige von Calophyllum inophyllum. Dieselbe beträgt in einer Frucht, die ich von den Duizend Eilanden mitbrachte, nur 1 mm, in Früchten von Tjilingin bei Batavia 4 mm.

Excoecaria Agallocha. Die Samen sind in einer Kapsel enthalten, die auf dem Baume aufspringt. Sie sind von der Grösse einer kleinen Erbse, vollkommen kugelig; ihre Schale ist dünnwandig und zerbrechlich, im Gegensatz zu den übrigen, weit grösseren Samen bezw. Steinen dieser Categorie. Das innere Integument ist als Schwimmgewebe ausgebildet und ganz ähnlich demjenigen von Cycas und Calophyllum, sowohl was die einseitige polsterartige Verdickung, als die feinere Structur betrifft. — Trotz der dünnen Schale erhalten sich diese Samen gut. Sie wurden von Guppy in der Drift der Keeling-Inseln gefunden.

Als abnormer und complicirter Fall kann auch Hernandia

peltata (Taf. VII Fig. 27) hier angeschlossen werden. Die Drupa ist umgeben von dem persistirenden, blasig-glockenförmigen Kelche, der einen vollkommenen Schwimmapparat darstellt; sie schwimmt mit der Oeffnung nach unten, die Luft wird aber im Inneren nicht verdrängt; das Ganze verhält sich ähnlich wie eine geöffnete leere Flasche. Der weiche, saftige Kelch wird indessen, wie nachher des Näheren gezeigt werden soll, in der Regel entfernt, bevor die Frucht ihre Seereisen beginnt, und kann ihr auch im besten Falle, wegen seiner weichen, vergänglichen Beschaffenheit, nur bei kurzen Entfernungen von Nutzen sein. Die Drupa schwimmt, nach dem Eintrocknen wenigstens, für sich allein und wird in der Drift stets von dem Kelche und ihrem dünnen, wenig saftigen Mesocarp befreit gefunden. Die Schwimmfähigkeit ist durch die innere Samenschale bedingt, die, aus locker verbundenen lufthaltigen Zellen bestehend, zwar nicht sehr dick ist, aber in Folge der viellappigen Gestalt des Embryo viel Raum einnimmt. Die Drupa schwamm auf Salzlösung noch nach 68 Tagen.

Anhangsweise seien hier die Früchte von Pandanus (Fig. 12) erwähnt. Ich erlaube mir die Schilderung von Solms-Laubach in den Natürlichen Pflanzenfamilien hier zu reproduciren: „Drupa monopyrena plurilocularis mit überaus zähem und festem Stein. Jedes Fach derselben umschliesst einen Samen. Unter demselben zeigt der Steinkern eine mit faseriger Substanz erfüllte röhrenförmige Lücke, durch welche später die Keimung erfolgt. Das Pericarp ist wie bei vielen Palmen von zähfaserig-saftiger Beschaffenheit. Im Griffeltheil der Frucht schwindet bis zur Reife das Binnengewebe mehr oder weniger vollständig, es entsteht dadurch hier ein scharf begrenzter Raum, der ganz hohl, oder nur mit lockerer, trockenmarkiger Masse erfüllt ist.“ Diese letzteren Hohlräume, die in den von mir untersuchten Früchten von Strand-Pandani von weissem, schwammigem Gewebe erfüllt waren, sind es, welchen dieselben ihr geringes specifisches Gewicht in erster Linie zu verdanken haben.

Früchte von Pandanus-Arten findet man in den östlichen Tropen beinahe stets reichlich in der Drift.

Ueber Anpassungen der Früchte und Samen an den Transport durch Meeresströmungen.

Es geht aus dem Vorhergehenden hervor, dass die grosse Mehrzahl der weitverbreiteten tropischen Strandgewächse Früchte oder Samen besitzen, die sehr lange, manchmal Monate lang auf dem Wasser schwimmen und in Folge dessen leicht durch die Meeresströmungen befördert werden können. Der Nutzen aller der im Vorhergehenden geschilderten, die Schwimmfähigkeit bedingenden Vorrichtungen, wie grosse, luftführende Hohlräume, schwammige Structur des Keims, peripheres oder durch eine Schale geschütztes Schwimmgewebe, für die Verbreitung und Erhaltung der betreffenden Arten liegt auf der Hand; eine ganz andere Frage aber ist die, ob diese nützlichen Vorrichtungen, in welchen das Gepräge des Lebens am Meere in so eigenartiger Weise zum Vorschein kommt, als Anpassungen an diese Lebensweise zu betrachten sind.

In den beiden ersten Heften dieser Mittheilungen habe ich den Versuch gemacht, bei verschiedenen nützlichen Vorrichtungen den Antheil der Anpassung und die Entwickelung der letzteren aufzudecken. Ich habe gezeigt, dass viele Vorrichtungen, die zu einem bestimmten „Zwecke" entstanden zu sein scheinen, keineswegs als Anpassung an denselben zu betrachten sind, dass sie vielmehr in ganz anderem Zusammenhang entstanden, erst nachträglich eine neue Nutzanwendung gefunden, deren Ursache, nicht deren Folge sie waren, und dass diese ihre neue Function keinen nachweisbaren Einfluss auf die Gestaltverhältnisse gehabt hat. Als Beispiele mögen aus den erwähnten Arbeiten die Höhlungen in den Stämmen von Cecropia, die den Schutzameisen der myrmecophilen Arten als Wohnung dienen,

aber in ganz ähnlicher Ausbildung ebenfalls bei den nichtmyrmecophilen vorkommen, ferner die Früchte und Samen der Epiphyten hervorgehoben werden, durch welche die Verbreitung von Baum zu Baum in ausgezeichneter Weise gesichert ist, welche aber mit ganz ähnlichen Eigenschaften bei den terrestrischen Verwandten der Epiphyten und vielen anderen Pflanzen wiederkommen. Dagegen habe ich gezeigt, wie die natürliche Zuchtwahl sich gewisser Merkmale, welche sich zufällig zu einem bestimmten Zwecke nutzbar erwiesen, gleichsam bemächtigt hat, wie sie z. B. die unbedeutende, durch den Druck der Knospe entstandene Vertiefung bei Cecropia zur Eingangsthüre für die Ameisen umbildete, wie durch ihre Wirkung aus den vereinzelten benetzbaren Schuppen terrestrischer Bromeliaceen der mächtige und vollkommene Wasserversorgungsapparat der wurzellosen Tillandsia usneoides entstand. Andere Beispiele dieser Art sind in den erwähnten Arbeiten, spec. derjenigen über die Epiphyten, in Mehrzahl noch aufgeführt.

In ähnlicher Weise hätte ich gerne auch einige der nützlichen Vorrichtungen im Bau der Schwimmfrüchte genauer untersucht. Es lagen mir da jedoch nicht, wie bei den Bromeliaceen, sehr ausgedehnte, oder, wie bei den Cecropien, durch den Zufall begünstigte Beobachtungen zur Verfügung. Nach dem mir vorliegenden Material kann es keinem Zweifel unterliegen, dass aus der Vergleichung solcher Früchte bezw. Samen von Strandpflanzen mit denjenigen verwandter Arten des Binnenlands wichtige Aufschlüsse für die Kenntniss der natürlichen Zuchtwahl und der Entwickelung der Anpassungen sich ergeben würden. Am zahlreichsten standen mir Früchte von Terminalia-Arten zur Verfügung, und ich will daher dieselben vorausschicken und am eingehendsten besprechen.

Das Aussehen der verschiedenen Früchte ist sehr ungleich. Die einen sind elliptisch und glatt (T. Katappa, Mülleri, elaeodendroides, Chebula, Wakefieldii), andere sind mit vier (T. Ar-

juna) oder mit zwei (T. modesta, macroptera) Flügeln versehen. Das Exocarp ist bei den einen fleischig (mächtig bei T. bengalensis und Chebula, dünner bei T. Katappa, elaeodendroides, Wakefieldii etc.), auf eine dünne zähe Haut reducirt bei T. modesta, macroptera, Arjuna etc. Sehr verschieden ist auch ihre Schwimmfähigkeit, welche mit 3½ % Kochsalzlösung geprüft wurde. Terminalia elaeodendroides (1 Stück) sank sofort, und das gleiche gilt von je einer der zwei Früchte von T. Wakefieldii und der vier von T. Chebula. Die beiden übrigen Früchte schwammen indessen nur drei Tage, Terminalia Arjuna 6 T., Term. sp. indet. (Bogor) 13 T., T. tomentosa 14 T., T. modesta 25 T., T. Mülleri und bengalensis 40 T., T. macroptera 54 T., T. Katappa noch nach 126 T. Bei weitem der beste Schwimmer ist also die wild nur auf dem Strande wachsende und von allen Arten der Gattung am meisten verbreitete T. Katappa.

Wir haben gesehen, dass die Schwimmfähigkeit bei T. Katappa und der verwandten Conocarpus erecta durch das verholzte, luftführende äussere Gewebe des Steins bedingt ist, ein Gewebe, das in ganz ähnlicher Ausbildung bei einer Anzahl anderer Driftfrüchte vorkommt. Sehr wichtig erscheint mir der Umstand, dass ein solches Schwimmgewebe die Peripherie des Steines bei vielen der untersuchten übrigen Terminaliafrüchte bildet, aber in weit geringerer Entwickelung, als bei T. Katappa und Conocarpus erecta, und dass es dieses Gewebe ist, das auch bei den Arten des Binnenlandes die constatirte mehr oder weniger lange Schwimmfähigkeit bedingt. Dasselbe fehlt bei zwei der drei schlechtesten Schwimmer (T. elaeodendroides, Wakefieldii) gänzlich, ist dagegen, wenn auch in schwacher, so doch in typischer Ausbildung bei den ebenfalls sofort oder doch nach kurzer Zeit sinkenden Früchten von T. Chebula vorhanden. Ebenfalls schwach, aber typisch entwickelt ist es bei den besser schwimmenden T. Mülleri und tomentosa, etwas stärker bei T. modesta, bengalensis, nament-

lich aber macroptera, dem besten Schwimmer nach T. Katappa. Von abnormer Ausbildung, mehr dickwandig, ist das Schwimmgewebe von T. Arjuna und der nicht bestimmten Art, die beide nicht zu den besten Schwimmern gehören. In allen diesen Fällen konnte festgestellt werden, dass es das erwähnte verholzte Gewebe ist, das die Schwimmfähigkeit ganz oder wesentlich bedingte, indem die von demselben abgetrennten Theile sofort oder nach wenig Stunden sanken.

„Schwimmgewebe" ist demnach nicht bloss bei T. Katappa, sondern auch bei einer Anzahl Arten des Binnenlands, die meist weit vom Meere wachsen, ja sogar bei den gar nicht oder doch nur in vereinzelten Fällen ganz kurze Zeit schwimmenden Früchten von T. Chebula vorhanden.

In allen diesen Fällen kann von einer Anpassung an Meeresströmungen nicht die Rede sein. Ob das Gewebe eine Anpassung oder ein correlatives Merkmal darstellt, muss dahingestellt bleiben; vielleicht wird uns eine Untersuchung der Früchte an Ort und Stelle sowie die Entwickelungsgeschichte darüber belehren. Zieht man aber in Betracht, wie viel stärker das Schwimmgewebe bei T. Katappa und Conocarpus als bei den anderen Arten entwickelt ist, so wird man es als höchst wahrscheinlich bezeichnen müssen, dass, wenn die blosse Anwesenheit desselben mit dem Transport durch Meeresströmungen in keinem Zusammenhang steht, doch seine mächtigere Entwickelung bei den Arten des Strandes als Anpassung an diese Verbreitungsweise aufzufassen ist. Wie der durch den Druck der Knospe bei Cecropia entstandenen Vertiefung hat sich die natürliche Zuchtwahl dieser zufällig nützlichen Eigenschaft bemächtigt und hat sie zu einem ausgezeichneten Apparat ausgebildet.

Zur Gewissheit, wenn in solchen Dingen von Gewissheit die Rede sein kann, wird diese Ansicht bei der Betrachtung anderer

Driftfrüchte. Früchte mit einem Schwimmapparat von ganz ähnlicher Ausbildung, wie bei Terminalia Katappa und Conocarpus, kommen noch bei einer Anzahl anderer Strandpflanzen aus den verschiedensten Familien vor, während die das Binnenland bewohnenden Arten derselben Gattungen desselben entbehren oder doch nur, wie bei Terminalia, die ersten Andeutungen eines solchen zeigen, so z. B. Clerodendron, Cordia, Guettarda, Barringtonia etc. Wenn man nicht eine Anpassung annimmt, so wird ganz unbegreiflich, warum eine solche Ausbildung der Frucht sich gerade bei Strandpflanzen, nicht auch bei Arten des Binnenlands entwickelt hat. Die Schwimmfähigkeit zeigt bei den erwähnten Gattungen ähnliche (Barringtonia) oder noch weit mehr ausgeprägte Unterschiede (Cordia, Guettarda, Clerodendron) zwischen Arten des Strandes und des Binnenlands, als bei Terminalia.

Zu ganz ähnlichen Ergebnissen würde, so weit ich es nach meinem spärlichen Material beurtheilen kann, die Betrachtung der Gattung Calophyllum führen. Dieselbe besitzt zwei typisch littorale Arten, deren Steine nachweisbar durch Meeresströmungen transportirt werden, da sie in den Driftbildungen vorkommen, das häufig erwähnte Calophyllum inophyllum und das westindische C. Calaba. *Letzteres, wie ersteres, besitzt eine äusserst mächtige, schwammige Samenschale, welche als Schwimmapparat fungirt.* Eine ähnliche, aber *dünne* Samenschale fand ich bei den beiden mir zur Verfügung stehenden Arten des Binnenlands, C. amoenum und C. tomentosum. Bei vergleichenden Schwimmversuchen mit Caloph. inophyllum und C. amoenum sanken von vier Früchten der letztgenannten Art drei nach vier, die letzte nach vierzehn Tagen, während die beiden von Calophyllum inophyllum noch nach 126 Tagen schwammen. *Es ist da auch mindestens sehr wahrscheinlich, dass die mächtige Entwickelung der schwammigen Samenschale als Anpassung an die Verbreitung durch Meeresströmungen zu betrachten ist.*

Eine Anpassung ähnlicher Art dürfte auch die eigenthümliche Schwimmblase der Steine von Morinda citrifolia (Taf. VII, 26 b, c) sein. Eine solche Blase fehlt bei den sonst vollkommen ähnlichen Steinen von Morinda umbellata (Fig. 26 a), sowie bei den unvollkommen zweifächerigen Steinen von M. longiflora vollständig. Die morphologische Bedeutung des Gebildes ist mir unklar geblieben; vielleicht stellt dasselbe ein sterilcs und eigenartig modificirtes zweites Fach dar.

Unterliegt es nach dem Gesagten keinem Zweifel, dass die Früchte einer Anzahl Strandgewächse ihre erstaunliche Schwimmfähigkeit einer Anpassung an die Meeresströmungen verdanken, so soll andererseits auch nicht geleugnet werden, dass viele schwimmende Früchte nichts dieser Art erkennen lassen. Eicheln z. B. besitzen eine grosse Schwimmfähigkeit und sind überall in der Drift vorhanden; sie scheinen aber stets ihre Keimkraft verloren zu haben, und Eichenarten wachsen in den Tropen überhaupt nicht auf Salzboden. Das merkwürdigste Beispiel ist aber Lodoicea Seychellarum, deren Früchte bekanntlich ganz regelmässig an der Küste der Lakediven und sogar von Sumatra angeschwemmt werden und dennoch die Palme nicht über die Seychellen hinaus verbreitet haben.

Es ist ferner sehr wahrscheinlich, dass viele der Früchte und Samen, die wir zu unserer ersten (grosse Hohlräume zwischen Fruchtschale und Samen oder Samen und Samenkern) und unserer zweiten (schwammige Keimlinge) Categorie gerechnet haben, ihre Schwimmfähigkeit ebenfalls nicht einer Anpassung verdanken, da ganz ähnliche Eigenschaften auch bei Früchten und Samen des Binnenlands vorkommen.

Keimung der Driftsamen.

Viel bemerkenswerthes bietet die Keimung der Driftsamen nicht. Der Mehrzahl nach sind sie endospermlos und besitzen

ölige oder mehlige Cotyledonen (Carapa, Calophyllum, Cerbera, Heritiera, Hernandia, Leguminosen etc.), oder (Barringtonia) der Keim besteht hauptsächlich aus dem mächtig entwickelten Hypocotyl. Es fehlt jedoch nicht an endospermreichen Samen mit kleinem Embryo (Cocos, Nipa etc.).

Allen grösseren Samen, die leicht, wenn sie auf dem Strande liegen würden, die Beute von Krabben, Einsiedlerkrebsen und sonstigen Thieren werden könnten, ist es gemeinsam, dass ihre Reservebehälter innerhalb der harten Stein- oder Samenschale verborgen bleiben. Bei Calophyllum inophyllum wird der basale Theil des Steines als rundlicher Deckel von der Wurzel abgehoben und die Plumula tritt ebenfalls aus der Oeffnung hervor, während die Cotyledonen durch die Steinschale umhüllt bleiben. Die dicke Samenschale der Carapa-Arten wird in ähnlicher Weise durch Hypocotyl und Plumula durchbrochen. Bei Heritiera springt die aus einem Carpell bestehende harte Frucht mit einem schmalen Spalt längs der Naht auf, um Hypocotyl und Plumula durchzulassen. Aus der typisch zweisamigen, aber vielfach durch Abort einsamigen Frucht von Cerbera Odollam sah ich stets, ausser den Wurzeln, nur einen Spross aus einem Spalt hervorragen, der der Verwachsungsfläche beider Carpelle entspricht. Bei den Barringtonien ragt die Wurzel aus dem persistirenden Kelch hervor, während der Spross sich durch die faserigen Ueberreste des Stieles einen Weg bahnt. In ähnlicher Weise sah ich auch bei Pangium edule, Cocos nucifera, Nipa fruticans die Reservestoffbehälter während der Keimung geschützt bleiben, und das gleiche scheint von Pandanus zu gelten. Bei kleinen Samen und Früchten wurden hingegen die Cotyledonen häufig früh von der Schale befreit (Erythrina und andere Leguminosen, Ipomoea). Von sehr vielen Strandgewächsen hatte ich übrigens nicht Gelegenheit, die Keimung zu beobachten.

Ueber das jugendliche Stadium kommen die Driftpflanzen auf dem Strande von Tjilatjap nicht hinaus. Die jungen Schöss-

linge zeigen sich vielfach halb zerfressen, wohl durch Bernardiner und andere Krebse, auch dürften bei hohem Seegang Wellen bis an die Basis der Dünen gelangen und die junge Pflanzencolonie wieder herauswühlen.

4. Rolle der Strandgewächse bei der Besiedelung neuer Inseln.

Die Driftbildungen bei Tjilatjap haben uns gezeigt, in welchem Zustande die Samen vom Meere wieder ausgeworfen werden, welche derselben noch keimungsfähig sind, wie sie sich im ersten Stadium ihrer weiteren Entwickelung verhalten. Ueber ihr ferneres Loos, die Entstehung einer Strandvegetation aus der Drift, geben sie uns keinen Aufschluss. Die Erforschung der neuen Flora von Krakataua, deren erster Beginn mit dem bekannten Befunde von Treub beschrieben worden ist, wird unzweifelhaft auch hierüber sehr Interessantes an das Licht bringen. Sie war bereits, als Treub 1886, drei Jahre nach der Eruption, die Insel besuchte, im Entstehen begriffen. Samen oder Früchte folgender Arten wurden in der Drift gefunden: Heritiera littoralis, Terminalia Katappa, Cocos nucifera, Pandanus sp., Barringtonia speciosa, Calophyllum inophyllum, — sämmtlich auch in der Drift von Tjilatjap häufig. Junge Pflanzen wurden gefunden von folgenden Arten: Erythrina sp., Calophyllum inophyllum, Cerbera Odollam, Hernandia sonora, 2 Cyperaceen, Ipomoea pes-caprae, Gymnothrix elegans, Scaevola Koenigii. Merkwürdigerweise wurden auf dem Berge zwei sonst halophile Arten, Tournefortia argentea und Scaevola Koenigii, beobachtet.

Dank der Freundlichkeit des Herrn Dr. Sluiter in Batavia ist es mir möglich gewesen, in seiner Gesellschaft einige der kleinen Koralleninseln des Javameeres, nämlich die Insel Leiden und einige Inselchen des Archipel der Duizend Eilanden, zu besuchen. Die Flora derselben zeigt uns die Betheiligung der Strandgewächse an der Bevölkerung der Koralleninseln und

wirft auch einiges Licht auf die Entstehung der littoralen Formationen.

Die kleine Koralleninsel Pulu Lang, eine der Duizend Eilanden, die wir als Beispiel wählen wollen, ist von einem Barrierenriff umgeben, das stellenweise zur Ebbezeit, an einem Punkte sogar, wenigstens bei ruhigem Meere, auch zur Fluthzeit aus dem Wasser hervorragt und bereits einige Strandpflanzen trägt. Wir finden in kleinem Maassstabe die Mangrove, die Barringtonia- und die Pescapraeformation auf demselben vertreten.

Den Anfang dieser Vegetation bildete offenbar eine kleinblüthige Varietät von Rhizophora mucronata (R. stylosa Griff.), welche auch da auf dem Korallenriff stellenweise vorkommt, wo dasselbe zur Ebbezeit noch vom Meere bedeckt bleibt. Die langen, keulenförmigen Keimlinge schwimmen mit der verdickten [1]) Basis nach unten und werden nach einiger Zeit senkrecht, indem letztere sich mehr und mehr mit Wasser füllt; kommt sie mit dem festen Boden in Contact, so treibt sie Wurzeln, die schon nach 3 Tagen die Pflanze vollkommen befestigen.[2]) An höheren, aber stets sehr nassen Stellen erheben sich Sonneratia alba, die im Gegensatz zu S. acida einem felsigen Boden und reinem Seewasser den Vorzug gibt, sowie Bruguiera caryophylloides. Die festen Bestandtheile, welche das Meer auf das Korallenriff wirft, werden theilweise durch die Wurzeln der genannten Mangrovebäume festgehalten, und dieser Umstand dürfte die Erhöhung einzelner Stellen über das Meeresniveau verursacht haben. Pemphis acidula, eine strauchige Lythracee mit kleinen, grauhaarigen, fleischigen Blättern und röthlichweissen Blüthen, gilt als der erste Colonist der Koralleninseln; auf dem kleinen festen Theil des Riffes von Pulu Lang gedeiht dieser Strauch thatsächlich in grosser Ueppigkeit, zusammen mit dem ubiquitären gelbblühenden Hibiscus tiliaceus, während auf einer sandigen Stelle das ebenfalls ubiquitäre Sesu-

[1]) Vgl. darüber auch Karsten, loc. cit.

[2]) Vgl. Sluiter p. 558.

vium portulacastrum, eine fleischige Ficoidee mit rothen Blüthen, sowie eine gelbblüthige Composite (Wollastonia glabra?) die Vegetation allein bilden.

Die Insel selbst zeigt uns ein weit älteres Stadium der Entwickelung. Vorherrschend ist ein stellenweise von kleinen natürlichen Lichtungen unterbrochener und überhaupt wenig homogener Buschwald, vom Charakter der Barringtoniaformation (vgl. p. 68 u. Taf. III). An einigen Punkten tritt der Wald vom Strande zurück und macht der Pescapraeformation Raum. An anderen Stellen des Strandes befindet sich etwas Mangrove; dagegen fehlt die an süsses Wasser gebundene Nipa gänzlich.

Charakteristisch ist für alle Gewächse dieser Insel, dass ihre Samen leicht über das Meer gelangen können. Die Mehrzahl bilden solche Arten, deren Früchte und Samen durch Meeresströmungen verbreitet werden, und ihr Ursprung lässt sich leicht nachweisen. Dazu genügt ein Blick auf den Strand, jedoch nicht an einem beliebigen Punkte, indem die Auswürfe des Meeres sich nur an einzelnen Stellen zeigen. Zwischen Riesenmuscheln, Fragmenten von Bimstein und Korallen und allerhand vegetabilischen Fragmenten findet man an solchen, der Brandung besonders ausgesetzten Orten Früchte oder Samen der Mehrzahl der auf der Insel gedeihenden Pflanzen und einiger, die sich nicht angesiedelt haben. Zu den letzteren gehören namentlich Nipa fruticans, deren Früchte vielfach im keimenden Zustande auf dem Strande liegen, aber kein geeignetes Substrat finden, sowie Inocarpus edulis und, wie es scheint, die sonst in der Barringtoniaformation so häufige Cerbera Odollam, während Barringtonia excelsa, Calophyllum inophyllum, Cocos nucifera, Terminalia Katappa, Erythrina-, Pongamia-, Canavalia-Arten u. s. w., deren Früchte oder Samen sich reichlich in der Drift befinden, auf der Insel vorkommen und zum Theil häufig sind. Viele dieser Früchte sind, wie in der Drift von Tjilatjap, stark abgerieben oder mit allerhand Parasiten versehen, enthalten aber noch intakte Samenkerne.

Das Zwitschern von Vögeln in den Bäumen deutet auf einen anderen Modus der Samenverbreitung, und in der That fehlt es nicht an Arten, deren Anwesenheit auf ihre Mitwirkung zurückzuführen ist, wenn letztere auch hinter derjenigen der Meeresströmungen geblieben sein dürfte. Vögel sind es wohl gewesen, welche Premna integrifolia und Trifasia trifoliata, die beide süssschmeckende kleine Saftfrüchte besitzen, die mehr grossfrüchtige Salacia sp., namentlich aber Cassytha filiformis, deren bald ziegelrothe, bald grüne Fäden alle Sträucher überzieht, und deren weisse Beeren so gierig von Vögeln aufgefressen werden, dass sie im reifen Zustande schwer zu finden sind, aus dem nicht weit entfernten Java eingeführt haben.

Diese auf die Thätigkeit beerenfressender Vögel zurückzuführenden Bestandtheile der Flora, welchen man vielleicht auch Vitex trifolia, Ficus sp., Climacandra obovata anschliessen muss, sind jedenfalls späteren Ursprungs als die übrigen. Beeren fressende Vögel fehlen in der Mangrove und kommen nur dann in der Barringtoniaformation vor, wenn dieselbe hinreichend dicht oder hochstämmig ist, um geeignete Niststellen zu bieten. Hervorzuheben ist auch, dass die erwähnten Arten alle auch der Strandformation Javas angehören; ausschliesslich binnenländische Pflanzen haben sich, wohl in Folge des noch zu grossen Salzgehalts des Bodens, noch nicht angesiedelt.

In wiefern fischfressenden Seevögeln eine Mitwirkung bei der Besiedelung dieser kleinen Inseln zuzuschreiben ist, wäre nur nach Untersuchung des Gefieders und der Füsse möglich, und dazu hat es mir an Gelegenheit gefehlt.

Unter den zahlreichen, namentlich von Engländern angestellten Untersuchungen über den Ursprung der insularen Organismen verdienen diejenigen von Guppy über die Flora des Keeling- oder Cocos-Archipel, wegen der isolirten Lage desselben, fern von Continenten und grösseren Inseln, hier besonderes Interesse (vgl. die Karte).

Der Verf. hat mit grosser Sorgfalt die vom Meere ausgeworfenen Früchte und Samen, welche offenbar theils vom Malayischen Archipel, theils von Australien herrühren, aufgelesen und in Kew bestimmen lassen. Es stellte sich heraus, dass etwas weniger als ein Drittel der Pflanzen, deren Samen in der Drift vorkommen, auf dem Archipel wachsen, wie aus der folgenden Liste hervorgeht, in welcher die der Flora des Archipel gehörenden Arten mit einem * versehen sind:

Driftsamen der Keeling-Inseln nach Guppy.

Anonaceae.
*Pangium edule.
Calophyllum inophyllum.
Guttifera?
Heritiera littoralis.
*Triumfetta procumbens.
Carapa moluccensis.
Vitis sp.?
Erythrina indica.
Mucuna macrocarpa.
— gigantea.
— sp. (3—4).
Dioclea reflexa.
Phaseolus?
Cynometra cauliflora.
*Caesalpinia Bonducella.
Entada scandens.
Leguminose?
Rhizophora sp.
*Terminalia Katappa.
Lumnitzera coccinea.
*Barringtonia speciosa.
— sp.
*Guettarda speciosa.
*Scaevola Koenigii.
Cerbera Odollam.
*Ochrosia parviflora.
Lactaria salubris.
*Tournefortia argentea.
*Ipomoea grandiflora.
— *pes caprae u. a. A.
*Hernandia peltata.
Aleurites moluccana.
Excoecaria indica.
Quercus sp.
Casuarina equisetifolia.
Gnetum sp.
Cycas circinalis.
Nipa fruticans.
*Pandanus sp.
Caryota?
Mehrere unbestimmte Samen.

Nicht von allen auf den Keeling-Inseln wachsenden Pflanzen

wurden von Guppy Früchte oder Samen in der Drift gefunden, so z. B. nicht von Suriana maritima, deren Samen allerdings klein sind. Diese Art ist erst vor weniger als zwanzig Jahren auf der Wetterseite von Gooseberry Island zum Vorschein gekommen. Auf welche Weise, konnte nicht festgestellt werden.

Dass so viele der Arten, deren Samen im keimfähigen Zustande gebracht werden, sich im Archipel nicht angesiedelt haben, wird von Guppy der Zerstörung der Keimpflanzen durch Krabben zugeschrieben. Diese Annahme mag vielleicht für einige Arten zutreffen, jedoch schwerlich in solchem Maasse, als es der Verf. annimmt. So schreibt z. B. Guppy den Angriffen der Krabben das Fehlen der Nipa fruticans, deren Früchte häufig in der Drift vorkommen, zu. Dieselbe Art fehlt aber auch auf Pulu Lang, obwohl ihre zum Theil in Keimung begriffenen Früchte reichlich auf dem Strande vorkommen und von den Krabben nicht angegriffen werden. Das Fehlen dieser Pflanze ist vielmehr auf den Mangel eines passenden Standorts zurückzuführen. Aehnliches wird wohl auch bei der im Keeling-Archipel und auf Pulu Lang, trotz reichlicher Zufuhr der Früchte durch das Meer, fehlenden Cerbera Odollam der Fall sein; ich fand die Keimpflanzen derselben bei Tjilatjap stets intakt, während diejenigen der meisten übrigen Pflanzen angefressen waren.

5. Bedeutung der Meeresströmungen für die geographische Verbreitung. (Hierzu die Karte.)

Wir haben im Vorhergehenden gesehen, auf Grund der Zusammensetzung der Driftauswürfe, der Structur der Driftfrüchte und Driftsamen, des Modus der Besiedelung von Inseln, dass den Meeresströmungen jedenfalls die wichtigste Rolle bei der Verbreitung der Strandgewächse zukommt. Es ist jetzt unsere Aufgabe, die Wirkung dieser Strömungen auf die geographischen Areale der Strandgewächse nachzuweisen.

Hier erscheint es nicht mehr rathsam, die in der ganzen Ausdehnung des Tropengürtels verbreiteten Arten in Betracht zu ziehen, da die Wege ihrer Wanderungen zu unsicher sind. Es musste eine geeignete Auswahl getroffen werden, bei welcher folgendermassen verfahren wurde:

Wie Jedermann weiss, sind die Küsten am Golf von Bengalen, am südlichen chinesichen Meere, innerhalb des malayischen Archipels und an der Nord-Ostküste von Australien klimatisch ähnlich genug, um eine sehr ähnliche Flora zu ernähren; auch sind alle diese Küsten zusammenhängend oder doch einander nahe genug gelegen, damit verschiedene Mittel der Samenverbreitung zwischen denselben möglich seien. Ich habe diejenigen Arten, die innerhalb des bezeichneten Gebiets die grösste Verbreitung besitzen, ohne in Amerika vorzukommen, im Ganzen 77, zu einer ersten Liste zusammengestellt und gesucht, inwiefern dieselben die Grenzen des Gebiets überschreiten. Aus der ersten Liste habe ich dann entnommen und zu einer zweiten Liste diejenigen Dicotylen vereinigt, von welchen ich bestimmt zu wissen glaube, dass sie ausschliesslich auf dem Strande wachsen oder sich doch nur wenig von demselben entfernen; die Monocotylen wurden ausgeschlossen, da hier meine Daten weniger sicher und vollständig sind. Die zweite Liste umfasst diejenigen Arten der ersten, die mit einem * versehen sind, und zwar im Ganzen 48. Die Hauptergebnisse, zu welchen diese beiden Listen führen, sind vollkommen die gleichen, so dass ich mich an die zweite halten werde.

Cycas circinalis.
*Casuarina equisetifolia.
Allmania albida.
*Hernandia peltata.
Pangium edule.
*Calophyllum inophyllum.
*Triumfetta procumbens.
*Heritiera littoralis.
* — Fomes.
*Kleinhovia hospita.
*Carapa moluccensis.
*Colubrina asiatica.
*Euphorbia Atoto.
*Excoecaria Agallocha.

*Glochidion littorale.
*Terminalia Katappa.
*Lumnitzera racemosa.
* — coccinea.
*Rhizophora mucronata.
* — conjugata.
*Kandelia Rheedii.
*Ceriops Candolleana.
*Bruguiera gymnorhiza.
* — eriopetala.
* — caryophylloides.
*Pemphis acidula.
*Sonneratia acida.
* — alba.
Eugenia javanica.
*Barringtonia speciosa.
* — racemosa.
*Glycine javanica.
Crotalaria linifolia.
*Pongamia glabra.
Desmodium polycarpum.
— umbellatum.
Mucuna gigantea.
Inocarpus edulis.
Erythrina indica.
*Derris uliginosa.
Dalbergia monosperma.
Aegialitis annulata.
*Afzelia bijuga.
*Cynometra cauliflora.
Climacandra obovata.
*Aegiceras majus.
Mimusops Kauki.
*Cerbera Odollam.
*Ochrosia borbonica.
Tabernaemontana orientalis.
*Cordia subcordata.
— myxa.
*Tournefortia argentea.
*Ipomoea articulata.
*Acanthus ilicifolius.
*Premna integrifolia.
*Clerodendron inerme.
* — neriifolium.
Vitex trifolia.
*Avicennia officinalis.
*Scaevola Koenigii.
*Guettarda speciosa.
*Scyphiphora hydrophyllacea.
*Morinda citrifolia.
Randia dumetorum.
*Wedelia biflora.
Conyza indica.
Microrhynchus sarmentosus.
Crinum asiaticum.
Tacca pinnatifida.
Nipa fruticans.
Cyperus pennatus.
— kyllingioides.
Fimbristylis rigida.
Spinifex squarrosus.
Zoysia pungens.
Stenotaphrum subulatum.
Thuarea sarmentosa.
Lepturus incurvatus.

Halten wir uns, wie bereits erwähnt, an die mit einem * versehenen Arten, so zeigt sich, dass die grosse Mehrzahl ihrer Arten die vorher näher bezeichnete Gruppe benachbarter Küstenstriche weit überschreitet, und zwar hauptsächlich nach Westen; von den 48 Arten unseres Verzeichnisses zeigen sich 29 auch im tropischen Ost-Afrika, und zwar vornehmlich auf den Seychellen und Madagascar, zum grossen Theile aber auch auf dem Festland, vornehmlich an der Mozambique-Küste; einige Arten kommen noch an der Küste Natals vor, nur zwei dagegen im tropischen West-Afrika (Senegal), und diese sind viel cultivirte und häufig verwilderte Pflanzen (Morinda citrifolia, Guettarda speciosa).

Vergleichen wir dagegen die afrikanische Littoralflora mit derjenigen des tropischen Amerika, so zeigt sich eine auffallende Uebereinstimmung zwischen West-Afrika und Westindien, während, abgesehen von den Ubiquitären, keine amerikanische Strandpflanze sich auf der ostafrikanischen Küste zeigt. Die Uebereinstimmung zwischen der Strandflora des tropischen Amerika und derjenigen West-Afrikas scheint sich jedoch nicht auf so viele Arten zu erstrecken, wie diejenige zwischen Ost-Afrika und Ostindien.

Als drastisches Beispiel kann uns die Zusammensetzung der Mangrove an der Ost- und an der Westküste Afrikas dienen. In Ost-Afrika finden wir eine etwas verarmte, aber rein ostindische Mangrove (Rhizophora mucronata, Ceriops Candolleana, Bruguiera gymnorhiza, Sonneratia acida, S. alba (?), Lumnitzera racemosa, Avicennia officinalis, Carapa moluccensis, Derris uliginosa) mit ostindischen Nachbarpflanzen (Hernandia peltata, Calophyllum inophyllum, Pemphis acidula etc. etc.), in West-Afrika eine rein amerikanische Mangrove (Rhizophora Mangle, Avicennia nitida, Laguncularia racemosa) mit tropisch-amerikanischen Nachbarpflanzen (Anona paludosa, Conocarpus erecta etc. etc.).

Alle die in den ostafrikanischen Küstengebieten (Festland oder Inseln) vorkommenden 29 Arten meiner Liste, mit Ausnahme von Premna integrifolia, besitzen schwimmfähige und resistente, für den Transport durch Meeresströmungen, aber, vielleicht mit Ausnahme von Pemphis und Sonneratia, für kein anderes Beförderungsmittel geeignete Früchte bezw. Samen, und der Mehrzahl nach sind sie auch bereits in den Driftauswürfen thatsächlich nachgewiesen worden.

Die Ursache dieser Erscheinungen wird uns sofort klar, wenn wir einen Blick auf die beigefügte Karte werfen, in welcher die tropischen Strömungen nach dem neuesten Stand der Wissenschaft gezeichnet sind. Da sehen wir, wie die äquatoriale Strömung in gerader Linie die südlichen Inseln des Malayischen Archipel mit Madagascar und der Mozambique-Küste, über die Seychellen, verbindet, und wie sie sich östlich vom Cap der guten Hoffnung unter scharfem Winkel nach Süd-Osten biegt, so dass ein Transport schwimmender Samen nach der tropischen West-Küste verhindert wird, während einer Wanderung der Arten auf der Küste selbst klimatische Hindernisse entgegentreten. Noch andere Strömungen können einen Austausch zwischen Ost-Afrika und Ost-Asien bewirken, so die längs der Küsten verlaufenden Meeresströmungen, die nach der Jahreszeit ihre Richtung wechseln. Das Vorkommen einiger Arten in Ost-Afrika, die in Vorderindien fehlen, zeigt, dass die äquatoriale Strömung bei dem Transport der Samen jedenfalls eine Rolle spielt, und die Betrachtung aller Strömungen und aller Möglichkeiten liegt überhaupt nicht im Plan dieser Arbeit, welche an dieser Stelle nur den Zusammenhang zwischen Anpassung an eine bestimmte Lebensweise und geographischer Verbreitung im Allgemeinen beleuchten soll. Aus demselben Grunde lasse ich es dahingestellt, ob die Ost-Afrika und Ost-Asien gemeinsamen Arten alle asiatischen, oder zum

Theil afrikanischen Ursprungs sind, — eine Frage, deren bestimmte Lösung übrigens in manchen Fällen mir unmöglich erscheint und die in das Gebiet der systematischen Pflanzengeographie gehört.

Die Verbreitung der indischen Strandgewächse in östlicher Richtung bestätigt die Resultate, zu welchen wir gelangt sind. Obwohl die zu überschreitenden inselfreien Meeresflächen, mit Ausnahme der entlegensten Inseln, wie die der Hawaii-Gruppe, beträchtlich schmäler sind, als in westlicher Richtung, namentlich wenn man in Betracht zieht, dass die Seychellen ihre Arten von den Maldiven nicht bekommen konnten, so findet doch eine rasche Abnahme der Arten statt. Die Gesellschaftsinseln haben nur etwa halb so viele Arten aus unserer Liste aufzuweisen, wie die doch weit mehr isolirten Seychellen; die Mariannen und die Marschall-Inseln sind noch ärmer, und auf den Marquesas- und Sandwich-Inseln schrumpft die Artenzahl auf einige wenige zusammen. Aus der Richtung der Meeresströmungen lässt sich diese geringe Besiedelung wohl erklären; direkte Verbindungen mit Indien haben diese Inseln nur durch Strömungen in westlicher Richtung. Auf grossem Umwege allein konnten Driftfrüchte und Driftsamen von Indien nach den Marquesas- oder den Sandwich-Inseln befördert werden. Strömungen, die solches bewirken können, sind aber, wie nähere Betrachtung der Berghaus'schen Karte zeigt, immerhin vorhanden, aber ausserhalb des in unserer Karte dargestellten Gebiets; dagegen befinden sich die Galapagos ganz ausserhalb des Gebiets der Strömungen und haben daher keine einzige indische Strandpflanze aufzuweisen.

Legen wir zur Grundlage unserer Betrachtungen unser Hauptverzeichniss der indo-malayischen Strandflora, indem wir die in Amerika vorkommenden Arten ausschliessen und auch diejenigen Arten aufnehmen, die weniger streng halophil sind, so gelangen wir in der Hauptsache zu den gleichen Resultaten. Interesse bietet nur Afrika. Die Zahl der Ost-Afrika und Ost-

Asien gemeinsamen Arten steigt beträchtlich, aber auch West-Afrika zeigt eine Zunahme (Arthrocnemum indicum, Suaeda monoica, Aerua brachiata, Achyranthes aspera, Antidesma Ghaesembrilla, Ormocarpum sennoides, Aeschynomene indica, Ipomoea cymosa, Flagellaria indica, Cyperus tuberosus). Letztere Arten sind sämmtlich solche, deren Samen nie in der Drift beobachtet worden und zum grössten Theil für den Transport durch Meeresströmungen ganz ungeeignet sind. Welche Mittel der Verbreitung in diesen Fällen zur Verwendung kamen, muss dahingestellt bleiben; das Vorkommen dieser Arten auch im Binnenland lässt mit grosser Wahrscheinlichkeit schliessen, dass dieselben quer durch den Continent hindurch die westliche Küste erreichten und dass das Meer weder direkt noch indirekt einen Antheil an ihrer Verbreitung hatte.

V.

Zur Entwickelungsgeschichte der indo-malayischen Strandflora.

Unter den vielen Formationen, in welche die Pflanzendecke des tropischen Ost-Asien eingetheilt werden kann, gehören diejenigen des Strandes zu den am schärfsten begrenzten, wenigstens wenn man sie in ihrer Gesammtheit den benachbarten Binnenlandformationen gegenüber stellt. Eine Uebergangszone zwischen diesen und jenen fehlte in den von mir besuchten Gebieten oder war auf ein schmales Band reducirt. Nur an den Ufern träger, grosser Flüsse findet ein allmähliches Verdrängen der Halophyten durch Nichthalophyten statt.

Trotz der eigenartigen Existenzbedingungen in den Halophytenformationen findet ein Austausch ihrer Arten mit Nichthalophyten des Binnenlands statt. Namentlich in der Pescapraeformation zeigen sich manche Arten, die ebenso häufig im Binnenlande auf sandigem oder steinigem Boden, oder auch an trockenen, sterilen Standorten vorkommen, wie die beiden Portulaca-Arten, die Crotalarien, Cassia-Arten, kleine Amarantaceen, Euphorbiaceen u. s. w. Schon seltener ist das gelegentliche Auftreten von Bäumen oder Sträuchern des Binnenlands in der Barringtoniaformation (Triphasia trifoliata etc.) oder umgekehrt von Bäumen des Strandes im Binnenlande, wenn auch mehrere der letzteren zu den häufigsten Culturbäumen gehören und ge-

legentlich verwildern. Vollkommen rein von Binnenlandcolonisten zeigt sich stets die Mangrove, und ihre Arten treten auch nie spontan ausserhalb der salzigen Strandzone auf, mit Ausnahme des krautigen Acanthus ilicifolius, den ich bei Pasoeroean in einiger Entfernung des Meeres wachsen sah. [1]) Hingegen kommen sämmtliche Bäume und Sträucher der Mangrove, mit Ausnahme der Nipa, gelegentlich auch oberhalb der Fluthlinie, auf trockenem Sand- oder Korallenboden vor und gedeihen sogar, soweit diesbezügliche Versuche vorliegen, auf gewöhnlichem Gartenboden (Bruguiera eriopetala, Sonneratia acida, Nipa fruticans, Acanthus ilicifolius in Buitenzorg, Kandelia in Calcutta). Es ist kaum zweifelhaft, dass die Mangrovepflanzen mit einem beliebigen Substrat des Binnenlands vorlieb nehmen würden, wenn sie im Stande wären, sich auf einem solchen im Kampf ums Dasein gegen andere Pflanzen zu behaupten, was allem Anschein nach nicht der Fall ist.

Die Mangrove nimmt eine weit mehr isolirte Stellung ein, als die Barringtonia- und Pescapraeformationen und bietet systematische Räthsel dar, die auf eine frühe Sonderung ihrer Flora hinweisen. Mit Ausnahme des Acanthus ilicifolius, der übrigens von manchen Autoren als Typus einer besonderen Gattung, Deliveria oder Dilivaria, betrachtet wird, der zwar an den Strand, aber nicht an die Mangrove gebundenen Gattung Carapa, gehören sämmtliche Arten der Mangrove besonderen Gattungen, sogar Unterfamilien und Familien an. Einzelne dieser Gattungen stellen erhalten gebliebene Glieder erloschener Verwandtschaftsgruppen, wie Sonneratia, Nipa, Scyphiphora dar; andere sind durch tiefgreifende Anpassung an den Standort aus unbekannten, verloren gegangenen Urformen entstanden, wie die Rhizophoreen der Mangrove, Aegiceras, Avicennia. Sowohl die einen wie die anderen weisen auf ein hohes Alter hin.

[1]) Nipa fruticans, die ich an einzelnen Stellen im Binnenlande sah, schien mir angepflanzt zu sein.

Der Charakter einer frühzeitigen Absonderung, der der Mangrove in hohem Grade zukommt, ist in den übrigen Formationen des Strandes weit weniger ausgeprägt. Zwar bergen dieselben auch einige eigenthümliche Genera: die Zahl solcher Fälle verschwindet aber im Verhältniss zu derjenigen der Gattungen, welche auch in den Formationen des Binnenlands vertreten oder mit solchen nahe verwandt sind. Die Flora des festen Strandes ist als im Ganzen nahezu gleichaltrig mit derjenigen des Binnenlands und als aus derselben entstanden zu betrachten. Fortwährend tragen Winde, Wasserläufe, Vögel, Samen von Binnenlandpflanzen auf den Strand. Manche derselben gelangen zur weiteren Entwickelung und vermögen, falls sie salzhold sind und Schutzmittel gegen Transpiration entwickeln, sich zu behaupten. Die Bedingungen des Kampfes ums Dasein auf dem Strande sind andere, als im Binnenland; so hatten manche der früheren Colonisten nur dem Umstande, dass sie sich auf ersterem zu behaupten vermochten, ihr Fortbestehen zu verdanken und haben dann im Laufe der Zeit, durch einseitige Züchtung, specielle Anpassungen an ihre neue Lebensweise erhalten. Dank dieser fortwährenden Colonisation wechselt die Physiognomie der Barringtonia- und noch mehr der Pescapraeformation entsprechend den Veränderungen in der Binnenlandflora; keine tiefgreifende Modification in der letzteren dürfte ohne Einfluss auf die Flora des festen Strandes gewesen sein, während die Mangrove dadurch wohl nur äusserst langsam afficirt worden ist. Während die Mangrove daher der Bildungsherd von Sippen höherer Ordnung gewesen ist, sind in der Pescaprae- und der Barringtoniaformation wohl viele neue Arten, aber relativ sehr wenige Gattungen entstanden.

Im Anschluss an das eben Gesagte und zur Bekräftigung desselben möchte ich mich hier gegen eine Behauptung wenden, welche in neuerer Zeit mehrfach, von Gegnern Darwin's aufgestellt wurde, nämlich dass die natürliche Zuchtwahl keine Rolle

bei der Differenzirung der Sippen gespielt haben dürfte, indem die Merkmale der letzteren nicht auf Anpassung beruhen sollen. Die Strandgewächse bieten uns jedoch zahlreiche Beweise des Gegentheils. Die in der Mangrove lebenden Rhizophoreen unterscheiden sich von denjenigen des Binnenlands hauptsächlich durch ihre Anpassungen. Die Gattung Aegiceras unterscheidet sich ebenfalls von den übrigen Myrsineen hauptsächlich durch Merkmale der Frucht und des Samens, die alle durch die Lebensweise in der Mangrove bedingt sind. Aehnliches gilt von Avicennia den übrigen Verbenaceen gegenüber. Die Structur derjenigen Theile der Frucht oder des Samens, die als Anpassung an Transport durch Meeresströmungen zu betrachten sind, gehört zu den diagnostischen Merkmalen der Gattungen Tournefortia, Carapa, Scyphiphora, Cerbera. Die Anpassungen in der Frucht bei Terminalia Katappa, Guettarda speciosa, Cordia subcordata, Clerodendron inerme, Morinda citrifolia, Calophyllum inophyllum, Barringtonia speciosa und racemosa etc., in den Wurzeln von Carapa, in der mit der Befestigung am Substrat zusammenhängenden Behaarung bezw. Seitenwurzelbildung bei Avicennia, in der ungleichen Länge der Keimlinge der beiden asiatischen Rhizophoren etc. gehören zu den diagnostischen Merkmalen der Arten. Man könnte diese Beispiele bedeutend vermehren; die gegebenen dürften indessen hinreichend sein.

Manche der in dieser Arbeit als Anpassungen nachgewiesenen Eigenthümlichkeiten waren früher als solche nicht erkannt. Wer z. B. einen Stein von Terminalia Katappa, von Morinda citrifolia, von Calophyllum inophyllum etc. an der Hand der Diagnose einer Flora betrachtet haben würde, die keine Angabe über Lebensweise enthält, würde vielleicht die Eigenthümlichkeiten, welche die Schwimmfähigkeit der Samen und in Folge dessen die grosse geographische Verbreitung der erwähnten Arten bedingt, zu den ganz nutzlosen gerechnet haben. Ebenso würde man aus der starken Reduction des Pappus bei der weit verbreiteten Compo-

site Wedelia biflora geschlossen haben, dass die angeblichen Verbreitungsmittel wirkungslos sind, ohne zu bedenken, dass für eine auf dem Strande wachsende Pflanze in den Meeresströmungen weit wirksamere Verbreitungsmittel als der Wind gegeben sind, und ohne nachzusehen, ob nicht eine dementsprechende Structur vorhanden ist. Derartige Beispiele sind schon häufig, bereits und in hervorragender Weise von Darwin, den Einwänden der Gegner der Selectionstheorie entgegengestellt worden; es schien mir jedoch nicht unnöthig, da solche Behauptungen immer noch auftreten, an der Hand neuer Fälle wiederum die Unhaltbarkeit derselben zu zeigen.

Erklärung der Tafeln.

Tafel I.

Mangrovelandschaft in Cochinchina nach einer Photographie des Herrn Dr. O. Warburg: Rhizophora mucronata.

Tafel II.

Inneres eines Mangrovewaldes auf Iriomotte, Süd-Liukiu, nach einer Photographie des Herrn Dr. O. Warburg: Bruguiera gymnorhiza.

Tafel III.

Strandbild aus Java, nach einer Photographie des Herrn Dr. O. Warburg. Im Vordergrund junge Mangrove, im Hintergrund Barringtoniaformation.

Tafel IV.

Fig. 1—3. Sonneratia acida. Mangrove.
1. Querschnitt durch das Blatt (70).
2. Spaltöffnung (800).
3. Gefässbündelende (340).

Fig. 4—6. Sonneratia acida. Garten zu Buitenzorg.
4. Querschnitt durch das Blatt (70).
5. Spaltöffnung (800).
6. Gefässbündelende (340).

Fig. 7—8. Carapa moluccensis. Mangrove.
7. Spaltöffnung (800).
8. Querschnitt durch das Blatt (70).

Fig. 9—10. Lumnitzera racemosa. Mangrove.
9. Querschnitt durch das Blatt (70).
10. Spaltöffnung (800).

Fig. 11—12. Rhizophora mucronata. Mangrove.
11. Querschnitt durch das Blatt (70).
12. Spaltöffnung (800).

Fig. 13. Ceriops Candolleana. Mangrove. Spaltöffnung (800).

Fig. 14—15. Aegiceras majus. Mangrove.
14. Wassergewebe und Epidermis (340).
15. Spaltöffnung (800).
Fig. 16. Bruguiera gymnorhiza. Mangrove. Epid. u. Wassergewebe (800).
Fig. 17. Sonneratia alba. Kork der negativ-geotrop. Wurzel (170).

Tafel V.

Früchte und Keimlinge der Rhizophoraceen der Mangrove, in natürl. Grösse.

1. Bruguiera gymnorhiza.
2. Bruguiera eriopetala.
3. Rhizophora conjugata.
4. Bruguiera parviflora.
5. Bruguiera caryophylloides.
6. Ceriops Candolleana, ohne Frucht.
7. Rhizophora mucronata. Frucht, nach dem Herabfallen des Keimlings.
8. Rhizophora mucronata. Mittellanger Keimling.
9. Rhizophora Mangle, nach der Bewurzelung.
10. Bruguiera eriopetala nach der Bewurzelung.
11. Bruguiera parviflora nach der Bewurzelung.

Tafel VI.

1. Avicennia tomentosa. Stück eines horizontalen Wurzelastes mit negativ-geotropischen Seitenästen, auf die Hälfte reducirt.

2—3. Avicennia officinalis. Keimlinge.

4. Avicennia tomentosa. Frucht.

5—6. Dieselbe. Durchschnittene Früchte.

7—8. Dieselbe. Keimungsstadien.

Tafel VII.

1—24. Früchte und Samen aus der Drift von Tjilatjap.

1. Carapa obovata.
2. Heritiera littoralis.
3. Barringtonia speciosa, der Same stark geschrumpft.
4. Barringtonia sp.
5. Barringtonia excelsa.
6. Nipa fruticans.
7. Canarium sp., in b stark abgerieben.
8. Cynometra cauliflora.
9. Calophyllum inophyllum, Stein; in b, um den Samen herum, das Schwimmgewebe.
10. Cycas circinalis, Samen ohne die saftige Aussenschicht. Die innerste

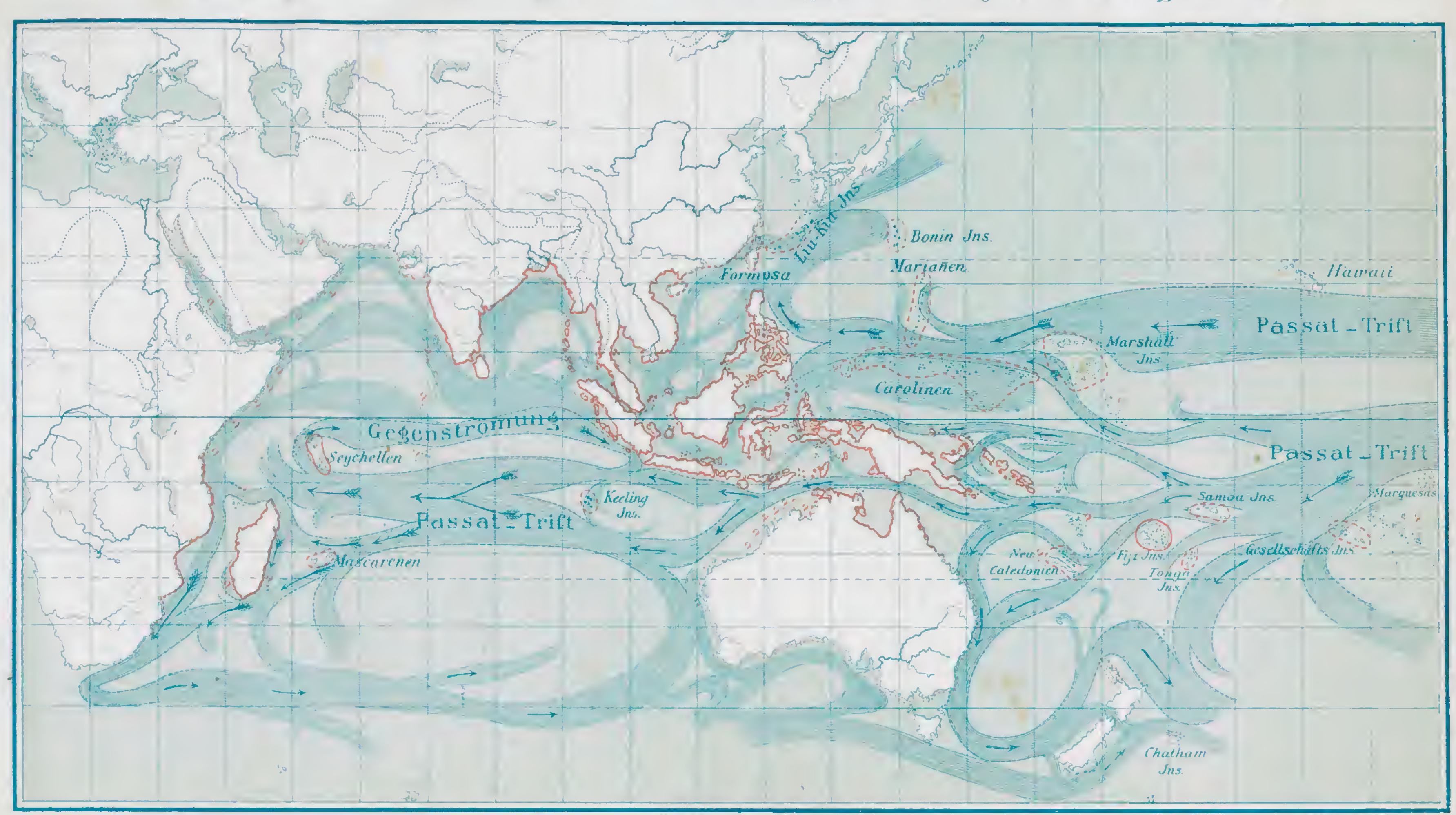
Schicht als mächtiges Schwimmgewebe entwickelt. Der Spalt um den Samenkern ist erst nach dem Oeffnen des Samen entstanden.

11. Terminalia Katappa. a Intakter Stein; b ebensolcher abgerieben, das Schwimmgewebe zeigend; c ebensolcher, noch stärker abgerieben und siebartig durchbohrt. d Querschnitt durch den Stein, an der Peripherie das Schwimmgewebe mit den grossen, gelben Secretzellen, in der Mitte die harte Schicht, der Same ist herausgefallen.
12. Pandanus sp.
13. Erythrina sp.
14. Erythrina sp.
15. ? Dioclea sp.
16. Pongamia glabra.
17. Quercus sp.
18. Quercus sp.
19. Scyphiphora hydrophyllacea.
20. Lumnitzera racemosa od. coccinea.
21. Caesalpinia Bonducella.
22. Cerbera Odollam, ohne das fleischige Exocarp, das von Fasersträngen durchzogene etwas abgeriebene Schwimmgewebe zeigend.
23. ? Desmodium sp.
24. Pangium edule.
25. Scaevola Koenigii. a Querdurchschnittene Frucht, innerhalb des dünnen saftigen Exocarp, durch eine gebrochene Linie begrenzt, das korkartige Schwimmgewebe, in der Mitte harte braune Gewebemasse mit den Samen. b Ganze Frucht. c Frucht ohne Exocarp, die Peripherie durch das Schwimmgewebe gebildet.
26. a Morinda umbellata, Stein, nicht schwimmend; b M. citrifolia, Stein, mit Schwimmblase, in c vergrössert. Java.
27. Hernandia peltata mit dem saftigen, persistirenden Kelch. Java.

NB. Die Tafeln V und VII sowie die Figuren 2 und 3 der Tafel VI wurden von Herrn W. Rose gezeichnet; die übrigen Figuren der Tafel VI verdanke ich meinem Freunde Dr. H. Schenck.

G. Pätz'sche Buchdruckerei (Lippert & Co.), Naumburg a/S.

Bedeutung der Meeresströmungen für die Verbreitung der indomalayischen Strandgewächse.



Mehr als 20, - - - - - 5 bis 20, ... 1 bis 5 der Abschnitt IV, Kapitel 5 zusammengestellten 47 Arten.

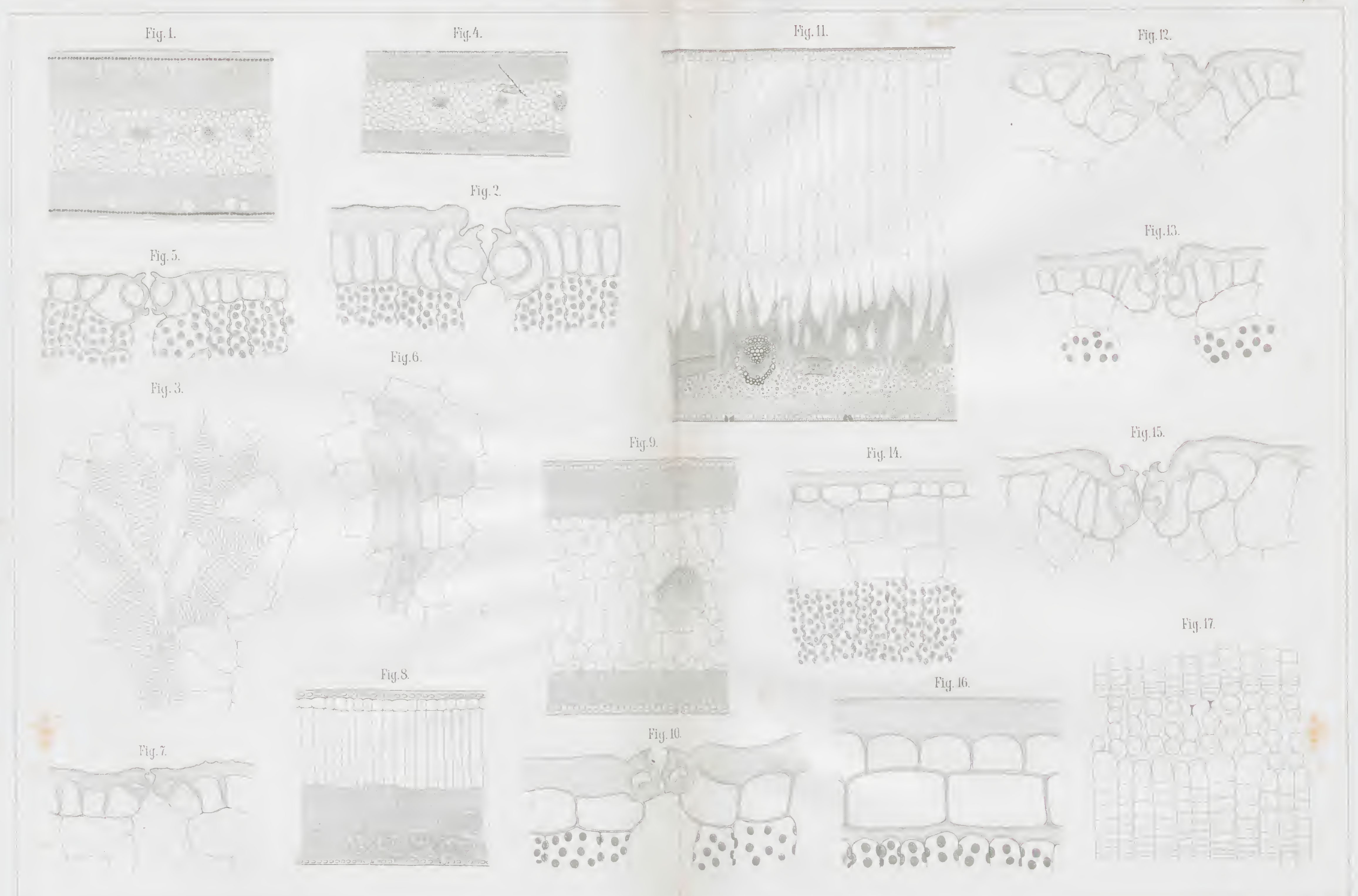


Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Taf. IV.



Schlenker del.

Verl. v. Gustav Fischer i. Jena



Verlag von Gustav Fischer in Jena.



Verlag von Gustav Fischer in Jena.



Verlag von Gustav Fischer in Jena.

